SMITHSONIAN
LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

241.

Herrn Dr C. Apstein
mit ergebenstem Gruss
vom Verfasser.

QL
430.7
U6M515
1900
MOLL.

Entwicklungsgeschichte

von

Dreissensia polymorpha Pall.

Von

Division of Mollusks
Sectional Library

Joh. Meisenheimer.

Mit 13 Tafeln und 18 Figuren im Text.

(Separat-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.« LXIX. 1.)

SMITHSONIAN
AUG 26 1988
LIBRARIES

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1900.

Division of Mollusks
National Library

Entwicklungsgeschichte von Dreissensia[1] polymorpha Pall.

Von

Dr. **Johannes Meisenheimer.**

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel I—XIII und 18 Figuren im Text.

Unter unseren Süßwassermuscheln nimmt Dreissensia polymorpha eine bemerkenswerthe Sonderstellung ein, in so fern sie in Bau und Entwicklung noch aufs deutlichste ihren Charakter als ursprünglicher Meeresbewohner gewahrt hat. Schon unmittelbar vor der Eiszeit in ganz Norddeutschland weit verbreitet, wurde sie mit Eintritt derselben nach dem Südosten Europas zurückgedrängt, bis sie endlich in historischer Zeit wiederum eine Rückwanderung antrat, deren aktive Bethätigung durch die sich stetig vervollkommnenden Verkehrsmittel und -Wege des Menschen bedeutend erleichtert und unterstützt wurde. Gerade unser Jahrhundert mit seinem ins Enorme gesteigerten Wechselverkehr hat in wenigen Jahrzehnten das erreicht, was Jahrtausende vorher nicht vermochten. Einige Zahlen, die ich der Zusammenstellung E. v. MARTEN's entnehme, mögen dies bestätigen.

Dreissensia trat im Ural zuerst 1768 auf, 1824 im Donaugebiet, 1825 im deutschen Ostseegebiet, 1826 im Rhein, 1828 im Elbegebiet, etwas früher (1824) in England und endlich Anfang der sechziger Jahre im Loire- und Seinegebiet, so dass sie jetzt über den größten Theil von Europa nördlich der Alpen und Pyrenäen verbreitet sein dürfte.

[1] Ich schreibe hier, dem Beispiele einiger anderer Autoren folgend, »Dreissensia« und nicht »Dreissena«, wie der Name von VAN BENEDEN zuerst gebildet wurde. Der Name wurde gegeben nach einem belgischen Apotheker Namens DREISSENS, »Dreissena« ist demnach entschieden falsch gebildet, und nach § 5 des »Dritten Entwurfes von Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere im Auftrage der Deutschen Zoologischen Gesellschaft« ist die Änderung in den Namen »Dreissensia« wohl berechtigt.

Im reinen Seewasser vermag sie kaum noch zu leben, höchstens noch in Brackwasser, so dass sie also ihrer Lebensweise nach völlig als Süßwassermuschel zu betrachten ist. Wenn aber auch neuere Untersuchungen sie ihrem anatomischen Bau nach eher als Verwandte der Unioniden betrachten möchten und so die früher angenommene Zugehörigkeit zur Familie der marinen Mytiliden in Frage stellen, so zeigt Dreissensia doch in ihrer Entwicklung noch völlig den Typus der marinen Formen. Korschelt wurde zuerst auf die Vermuthung gebracht, dass Dreissensia noch eine frei schwärmende Larve besitzen müsse, und es gelang ihm bald, diese Vermuthung durch direkte Beobachtung zur Gewissheit zu erheben, eine Entdeckung, die kurz nachher eine Bestätigung durch Blochmann erhielt. Während Cyclas und Pisidium die ursprüngliche Larvenform äußerst stark rückgebildet haben, die Unioniden dieselbe sogar gänzlich unterdrückt und durch eine Neubildung, die Glochidiumlarve, ersetzt haben, besitzt Dreissensia noch eine typische Trochophoralarve, die durch ihren Aufenthalt im süßen Wasser noch nichts von ihren Charakteren eingebüßt, sondern bis in die weitgehendsten Einzelheiten ihren ursprünglichen Typus bewahrt hat.

Bevor ich an mein eigentliches Thema herantrete, erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich zunächst Herrn Prof. Korschelt auch an dieser Stelle für die gütige Überlassung dieses zwar schwierigen, aber auch so sehr dankbaren Objektes meinen herzlichsten Dank ausspreche, wenn ich ferner der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg für ihre Unterstützung, welche mir den mehrmonatlichen Aufenthalt auf der biologischen Station zu Plön erleichterte, ehrerbietigst danke, und wenn ich endlich hervorhebe, wie sehr ich Herrn Dr. O. Zacharias, dem Leiter der biologischen Station zu Plön, für die liebenswürdige Unterstützung mit allen Hilfsmitteln der Station bei der z. Th. schwierigen Beschaffung des Materials verpflichtet bin.

Wie ich bereits in einem vorläufigen, kurzen Aufsatze berichtet habe, wurde das Material zu der vorliegenden Untersuchung in den Plöner Seeen gesammelt. Der Fang der Larven geschah mittels des Planktonnetzes, die fast stets reichlich in dem Plankton enthaltenen Larven wurden von den übrigen Bestandtheilen derselben getrennt und konservirt. Eine nähere Schilderung der Laichzeit, die Anfang Juni einsetzt und bis zum Herbste dauert, glaube ich unter Hinweis auf den oben erwähnten Artikel in den vorjährigen Plöner Forschungsberichten an dieser Stelle übergehen zu dürfen.

Nur über die Art der Konservirung will ich das Nothwendigste anführen. Für die Furchungsstadien genügten Sublimat und Pikrinschwefelsäure völlig, zum Studium der Organbildung reichten mir diese Konservirungsflüssigkeiten nicht völlig aus, wesshalb ich ein Osmiumgemisch anwandte, die Hermann'sche Lösung, die sich mir bereits bei Limax maximus so vorzüglich bewährt hatte und mir auch jetzt die weitaus besten Bilder lieferte. Für die ältesten Stadien wandte ich mit gleich günstigem Erfolge die Zenker'sche Lösung an. Eine andere Schwierigkeit als die Fixirung war ungleich schwerer zu überwinden. Sowie nämlich die junge Larve Schale und Schalenmuskel entwickelt hat, ist sie äußerst kontraktil, sie zieht sich bei dem geringsten Reize auf einen unentwirrbaren Klumpen innerhalb der Schale zurück und ist so dem Studium nur schwer zugänglich. Durch vorsichtigen Zusatz von Cocaïn gelang es mir schließlich die Larven zu lähmen und in diesem Zustande ausgestreckt zu konserviren. Freilich ist es recht schwierig, dabei genau die Zeit abzupassen, wo die Lähmung gerade vollendet ist und eine Auflösung der histologischen Elemente noch nicht einzutreten beginnt. So kommt es, dass eine ganz untadelhafte Konservirung nur verhältnismäßig selten erreicht, aber bei der kolossalen Menge des vorhandenen Materials genügten diese wenigen Fälle, um mir eine nach vielen Tausenden zählende Menge von Larven aller Altersstadien zu gewähren, deren Konservirung selbst hohen Anforderungen genügen dürften.

I. Furchung.

Die Eier von Dreissensia polymorpha werden, wie die der meisten marinen Lamellibranchier, frei ins Wasser abgelegt, indem sie in kleinen Bällchen, als weißliche Schleimklümpchen erscheinend, von der Muschel ausgestoßen werden, ich kann also die diesbezüglichen Angaben Korschelt's voll und ganz bestätigen. Die Eier besitzen keine Hüllen, höchstens sind sie von einem weißlichen Schleim umhüllt, der aber die Eier nur so schwach zusammenhält, dass eine geringe sprudelnde Bewegung sie aus einander stieben lässt. Selbst eine Dottermembran vermag ich an dem abgelegten Ei nicht mehr wahrzunehmen. Wofern es überhaupt eine solche besessen hat, so wurde sie wahrscheinlich sofort beim Ausstoßen aus dem Ovarium abgestoßen, wenigstens lassen ähnliche Angaben von anderen Formen mich Derartiges vermuthen. Yoldia besitzt nach Drew an ihren frisch gelegten Eiern wie Dreissensia keine Spur irgend einer Hülle, Lamellaria perspicua weist nach Giard zwar am Ovarialei eine Dotter-

membran auf, nach der Ablage fehlt dieselbe jedoch, in ähnlicher Weise beschreibt Barrois eine Dottermembran (coque) von Mytilus edulis, die sofort beim Ausstoßen des Eies im Wasser verloren geht. Hatschek beobachtete noch am ungefurchten Eie eine Membran, konnte dieselbe aber bereits auf dem zweizelligen Stadium nicht mehr nachweisen, wie er meint, in Folge einer Resorption desselben von seiten des Eiplasmas. Endlich beschreibt auch Lovén eine Dottermembran für die Eier von Modiolaria und Cardium exiguum. Letzteres besitzt sogar außerdem noch eine deutliche weit abstehende Hülle.

Die Süßwassermuscheln besitzen durchgehends eine deutliche Dottermembran, so Cyclas nach Ziegler und Stauffacher und Pisidium nach Ray Lankester. Während sie bei ersterer schon frühzeitig verloren geht, hält sie sich bei letzterem bis zur Gastrulation. Eine besondere Modifikation der Eihülle weist Unio auf. Dieselbe trägt eine wohl entwickelte Mikropyle, die übrigens auch Cyclas aufweist, und umgiebt das sonst völlig nackte Ei in weitem Abstand, eine eiweißartige Flüssigkeit, in welcher das Ei schwimmt, umschließend. Wenn diese Hülle, wie Lillie annimmt, mit der Dottermembran identisch ist, so bleibt jedenfalls das Auftreten der eiweißartigen Flüssigkeit sehr auffallend, da deren Vorhandensein bei den Mollusken in der Regel an sekundäre Hüllen gebunden ist.

Befruchtung und Richtungskörperbildung finden im freien Wasser statt. Abgeschnürt werden normalerweise zwei Richtungskörper, hierauf verschmelzen männlicher und weiblicher Vorkern (Taf. I, Fig. 1), um sich zur ersten Furchungsspindel auszubilden. Das unsegmentirte Ei hat in der Regel einen Durchmesser von 50—60 μ und diese Größe behält der Keim bis zur Ausbildung der Larve bei, ja oftmals sinkt dieselbe, wohl in Folge des Dotterverbrauchs, noch unter 50 μ. Im Allgemeinen sind also die Größenverhältnisse etwas schwankend und dieses Schwanken wird noch verstärkt durch die Wirkung der verschiedenen Reagentien, je nachdem dieselben Schrumpfungen oder Quellungen zum Gefolge haben. Auf diese Weise können die Unterschiede recht bedeutende werden.

Doch kehren wir zurück zu dem unsegmentirten Ei, das in sich die Spindel zur ersten Theilung trägt (Taf. I, Fig. 2.) Dieselbe führt zu einem Zerfalle des Eies in zwei ungleich große Hälften, einer kleineren Zelle (*AB*) und einer größeren (*CD*) (Taf. I, Fig. 3)[1]. Über

[1] Ich folge in der Nomenklatur der Furchung möglichst der von Wilson und Lillie angenommenen, da dieselbe für den eigenthümlich unregelmäßigen Verlauf der Furchung von Dreissensia ungleich übersichtlicher ist als das System

die Richtung dieser ersten Spindel kann das zweizellige Stadium an sich keine Auskunft geben, wenden wir uns desshalb sofort dem vierzelligen zu. Beim Übergang zu demselben sehen wir in Fig. 4 auf Taf. I zwei schief gerichtete Spindeln in je einer Zelle liegen, beide auf nahezu gleicher Ausbildungsstufe. Vom Standpunkte eines in die Mittelachse des Eies gestellten Beobachters aus sind die Spindeln von links unten nach rechts oben gerichtet, wir bezeichnen nach Lillie eine derartige Richtung als dexiotrop. Die Richtung der ersten Furchungsspindel lag in rechtem Winkel zu der zweiten, sie war demnach von rechts unten nach links oben gerichtet, oder, kurz gesagt, leiotrop. Ich habe dies in der Stellung der Fig. 4 ausgedrückt.

Das Resultat dieser beiden Theilungen ist also ein vierzelliges Stadium, bestehend aus drei etwa gleich großen, kleineren Zellen (*A*, *B*, *C*) und einer einzigen größeren (*D*) Taf. I, Fig. 5. Zuweilen nähern sich alle Zellen in ihrer Größe sehr stark, so dass ein fast regelmäßiges vierzelliges Stadium zu Stande kommt, wie es ähnlich Lillie für Unio vom achtzelligen Stadium erwähnt. Es ist schwer zu sagen, in wie weit ein derartiges Verhalten als pathologisch zu deuten ist, und ob es überhaupt fähig ist, eine normale Larve zu liefern.

Auffallend ist die gleichzeitige Theilung der Makromere und Mikromere des zweizelligen Stadiums, in der Regel finden sich bei den Lamellibranchiern in der Theilung beider Zellen größere oder geringere Zeitdifferenzen. Dies äußert sich auch hier. In vielen Fällen eilt die größere Zelle der kleineren etwas voraus, derart, dass, wenn erstere sich im Stadium der Tochterplatten befindet, letztere gerade die Äquatorialplatte ausgebildet hat. Auch in Fig. 4 ist eine geringe Differenz in dem Auseinanderweichen der Tochterplatten beider Zellen wohl zu erkennen, *CD* ist deutlich etwas voran. Auch bei Unio theilt sich die größere Zelle schneller als die kleinere, umgekehrt ist es bei Teredo, Cyclas, Nereis und anderen.

Aber nochmals müssen wir die beiden Theilungen genauer ins Auge fassen. Die Richtung der ersten Spindel von Dreissensia war leiotrop, die zweite dexiotrop, bei allen übrigen bisher untersuchten Formen, die nicht dem umgekehrten spiraligen Typus angehören wie beispielsweise Physa, ist umgekehrt die erste dexiotrop, die zweite leiotrop. Und Dreissensia gehört dabei durchaus nicht etwa diesem umgekehrten spiraligen Typus an, wie die späteren Theilungen

Kofoid's, und dann dadurch die mancherlei Vergleichspunkte mit den Unioniden und Anneliden sich einfacher darstellen lassen.

zeigen werden. Zwar wird bei Beginn der nächsten Theilung dieser Eindruck zunächst noch hervorgerufen, in so fern die Spindel derselben dem Gesetze der abwechselnden Lagerung folgend sich etwas nach links hin wendet (Taf. I, Fig. 8), aber noch ehe die völlige Theilung sich vollzogen hat, erfährt sie eine Drehung nach rechts oben hin (beide Mal vom Standpunkte eines im Centrum stehenden Beobachters aus gerechnet), und nach der Theilung ist die dexiotrope Richtung deutlich ausgeprägt (Taf. I, Fig. 10). Es ist dies ein höchst eigenthümliches Verhalten, in so fern zwei auf einander folgende Spindeln direkt über einander liegen, von nun an nimmt die Furchung regelmäßig denselben Verlauf, als sei die zweite Furchung leiotrop verlaufen, d. h. die dritte ist dexiotrop, die vierte leiotrop u. s. f. Die eben geschilderten Vorgänge sind von Bedeutung für die Art der Benennung, denn es liegt nun naturgemäß C als Theilungsprodukt von $\widehat{CD}$ auf der linken Seite, A als Theilungsprodukt von $\widehat{AB}$ auf der rechten, während bei den anderen Formen, wie Unio, Nereis etc. das Umgekehrte der Fall ist. Es ist dies später stets im Auge zu behalten. Vielleicht hat diese Erscheinung Beziehung zu Beobachtungen, wie sie bei einigen Formen, so namentlich bei Crepidula von Conklin gemacht wurden, dass das eine oder andere Quartett plötzlich eine entgegengesetzte Spindelrichtung bei der Theilung zeigte. Doch geschieht dies bei jenen Formen stets erst auf älteren Stadien (bei Crepidula ist $a_{1\cdot 1}{}_{\cdot 2}$ bis $d_{1\cdot 1}{}_{\cdot 2}$ ein solches Quartett).

Doch wir griffen der Entwicklung mit der Darstellung dieser Vorgänge etwas vor. Die Ausbildung der eben besprochenen Spindel ist nämlich von höchst eigenthümlichen Erscheinungen, die sich am Eiplasma abspielen, begleitet. Genau am animalen Pole beginnt nämlich ein Plasmahöcker sich vorzuwölben (Taf. I, Fig. 6), der zunächst in kleinen Tropfen vorquellend, allmählich beträchtlich anschwillt (Taf. I, Figg. 7, 8). Ursprünglich steht er ohne jeden Zusammenhang mit der Kernspindel; dieselbe bildet sich in der vegetativen Hälfte von D aus, rückt aber bald animalwärts und tritt schließlich mit ihrer einen Hälfte oder sogar noch weiter in den Plasmahöcker ein (Taf. I, Fig. 7). Es erfolgt sodann die Theilung des Kernes (Taf. I, Fig. 9), und damit verbunden eine Rückwanderung oder Verschiebung der Theilprodukte ins Innere. Der Plasmahöcker verstreicht gleichzeitig mit diesen Erscheinungen (Taf. I, Fig. 9). Wenn sodann die eigentliche Zelltheilung stattgefunden hat, liegt die neu entstandene Zelle rechts von der Mutterzelle am animalen Pole, immer wieder zunächst nur vom Standpunkte eines im Centrum stehenden Beobachters aus gerechnet, in Bezug auf den Embryo selbst liegt sie links, wie

wir bald aus einander setzen werden. Die Vorwölbung hat sich wieder völlig ausgeglichen und nichts ist mehr von diesem sonderbaren Vorgange zu bemerken.

Unwillkürlich erinnert derselbe an die Erscheinung, die genauer zuerst von Bobretzky bei Nassa beschrieben wurde und dann von Ilyanassa durch Crampton bestätigt wurde. Und doch ist ein Vergleich beider kaum durchzuführen. Dort - ich diskutire hier nur das vierzellige Stadium, da bei Dreissensia auf dem zweizelligen Stadium nichts Derartiges zu bemerken ist — ist die Theilung der größeren Zelle nur eine scheinbare, indem sich einfach die größere Masse des Dotters als Dottersack von der kleineren des eigentlichen Protoplasmas abschnürt, um bald wieder mit ihr zu verschmelzen, hier ist die Theilung eine wirkliche, und während demnach hier nach diesem Vorgang direkt das fünfzellige Stadium fertig ausgebildet auftritt, bleibt dort das vierzellige Stadium noch bestehen. Äußerlich sehen sich beide Vorgänge außerordentlich ähnlich, man vergleiche beispielsweise die Fig. 7 auf Taf. VIII in Bobretzky's Abhandlung mit meiner Fig. 7. Eine völlige Abschnürung ist freilich wohl nicht anzunehmen — darin muss ich Carazzi Recht geben — sondern es ist nur eine tiefgehende Sonderung des dotterhaltigen und dotterarmen Plasmas, eine Verbindungsbrücke wird stets erhalten bleiben, und so mögen Bilder, wie die Fig. 3 Bobretzky's wohl pathologisch sein, im Übrigen bleibt die Erscheinung jedoch bestehen.

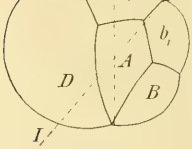
Ähnliche Vorgänge, wie bei Nassa, scheinen aber trotzdem bei Muscheln ebenfalls vorzukommen, wenigstens lässt die Schilderung der Furchung von Modiolaria durch Lovén auf ein ähnliches Verhalten schließen, eben so diejenige Brook's von Ostrea. Weiter verbreitet sind diese Vorgänge endlich noch bei den Anneliden, so bei Myzostoma nach Kostanecki, bei Chaetopterus nach Mead, stets unter denselben Erscheinungen vorzugsweise auf dem zweizelligen Stadium) auftretend und wieder verschwindend. Mead glaubte zuerst, eine Abstoßung dieses »Dottersackes« nachgewiesen zu haben, erklärte diese Beobachtung jedoch später selbst für einen Irrthum. Eine Erklärung dieser Vorgänge zu geben, dürfte augenblicklich noch recht schwierig sein, nicht weniger schwer als diejenige des Verhaltens von Dreissensia. Nur ein reichhaltigeres Beobachtungsmaterial als das bisher in der Litteratur vorliegende vermag hier wohl Auskunft zu geben.

Doch kehren wir zur eigentlichen Furchung zurück. Die Theilung der größeren Zelle *D* lieferte als ihr erstes Theilprodukt die

Zelle d_1, und unmittelbar ihrer Theilung schließen sich die übrigen drei kleineren an, ohne dieselben komplicirten Verschiebungen durchzumachen. Die Richtung der Spindeln ist von vorn herein dexiotrop, verläuft also völlig normal (Taf. I, Figg. 9, 10). Stets theilen sich alle drei Zellen völlig gleichmäßig, nicht in unregelmäßiger Folge, wie es Lillie von Unio angiebt. Die neuen Theilprodukte nennen wir a_1, b_1, c_1, ihre Lage ergiebt sich aus der Lage ihrer Mutterzellen. Dass der Quadrant D stets vorauseilt, ist eine bemerkenswerthe Thatsache, die sich auch auf späteren Stadien stets wiederholt. Gleich ausgeprägt findet sich diese Erscheinung bei den Unioniden und bei Anneliden.

Das Ergebnis dieses Theilungscyklus ist also ein achtzelliges Stadium von regelmäßigem Bau, vier größere Zellen bilden die untere Seite, und zwischen diesen gelagert vier kleinere die obere Hälfte. Kreuzfurchen, oder wie Conklin sie nennt, Polfurchen sind nur undeutlich entwickelt, selbst auf dem vierzelligen Stadium traf ich sie nie so stark ausgebildet, wie sie Lillie für Unio darstellt, wenn sie auch immerhin vorhanden sind. Bei der Orientirung leisten sie nur sehr geringe Dienste.

Betreffs der Orientirung dieses Stadiums will ich hier vorausgreifend bemerken, dass die große Zelle D die Hinterseite, die spätere Schalendrüsenseite, darstellt, B die Vorderseite, C und A links und rechts. Wir werden noch des öftern darauf zurückzukommen haben, nur auf einen Punkt will ich jetzt noch die Aufmerksamkeit lenken. Die gewaltige Ausdehnung der hinteren Zelle D hat eine starke Verschiebung des animalen Poles nach vorn zur Folge, so dass eine in der Ebene der vegetativen Zellen in deren Berührungspunkte errichtete Normale mit der in gleicher Weise durch den animalen Pol gezogenen einen schiefen Winkel bildet (Textfig. 1). Wir werden diese Verschiebung bald noch weiter zunehmen sehen und später ihre direkten Beziehungen mit der ausgebildeten Larvenform kennen lernen.



Textfig. 1.
Achtzelliges Stadium von der rechten Seite, die Verschiebung von animalem und vegetativem Pole zeigend.

Doch fahren wir in der Furchung selbst weiter fort. Der nächste Theilungscyklus führt uns über zu dem 16zelligen Stadium, freilich nicht direkt, sondern in einer Reihe einzelner Stufen, deren sämmtliche Spindeln leiotrop gerichtet sind; d. h. also von rechts unten nach links oben. Die erste dieser Stufen

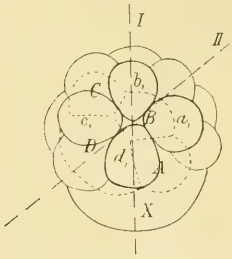
führt zum neunzelligen Stadium, dessen Bildung wir in Fig. 12 auf Taf. I vor uns sehen. Eine kleinere vegetative Zelle wird in dem hinteren Quadranten von einer größeren animalen getrennt, erstere bildet den Rest der großen Zelle D, letztere stellt das zweite Derivat derselben dar, also d_2. Diese Zelle ist von größter Bedeutung für den weiteren Verlauf der Furchung und den späteren Aufbau der Larve, wir wollen sie nach dem von den Anneliden übertragenen Ausdruck als ersten Somatoblasten und abgekürzt mit dem Zeichen X im Anschluss an Wilson und Lillie bezeichnen.

Sehr große Schwierigkeiten bereitet die Darlegung der Theilungen der übrigen Zellen, da diese in ihrer Reihenfolge außerordentlich variiren. Festliegend ist nur das Endziel, das 16zellige Stadium, im Übrigen folgen die Theilungen völlig regellos auf einander, theils im unteren, theils im oberen Quartett. Als Beispiele wollen wir die Figg. 12—14 auf Taf. I und II betrachten. In Fig. 12 sehen wir in A und B die Kerne sich zur Theilung auflösen, C ist in Ruhe, und eine Betrachtung des animalen Poles ergiebt gleichfalls einen ruhenden Kern und drei Spindeln. In Fig. 13 dagegen ist d_1 den übrigen etwas voraus, es folgt dann a_1, b_1 und c_1. $A—C$ am vegetativen Pole weisen Spindeln auf. In Fig. 14 endlich ist am animalen Pole wiederum d_1 den übrigen etwas voraus, während die vegetativen Zellen A, B und C ungefähr die gleiche Ausbildung der Spindel zeigen. Eigenthümlicherweise zeigt dieses Stadium in A einen Triaster, ohne dass im Übrigen die normale Lage der Zellen im geringsten gestört erscheint. Was ich bei diesen Theilungen aber wieder hervorheben möchte, ist das Vorauseilen des Quadranten d_1 am animalen Pole, entsprechend D am vegetativen Pole, mag die Differenz dort auch weniger auffallend sein und mag es auch nicht die absolute Regel bilden. Denn einzelne Stadien habe ich angetroffen, wo außer D sämmtliche übrigen Zellen genau das gleiche Theilungsstadium aufwiesen. Dies ist der seltenste Fall, häufiger ist schon wenigstens die gleichzeitige Theilung von $A—C$. Die Verschiebung des animalen Poles nach vorn ist deutlich wahrzunehmen, sie hat sich sogar noch verstärkt, man vergleiche nur Fig. 14 mit Fig. 11.

Etwas näher betrachten müssen wir uns wieder das 16zellige Stadium, wie ich es in Fig. 15 und 16 auf Taf. II vom animalen und vegetativen Pole dargestellt habe. Nach dem unregelmäßigen Verlaufe der Theilungen selbst ist die jetzt wiedergewonnene Regelmäßigkeit ganz überraschend. Dieselbe entspricht streng dem spiraligen Typus. Zu oberst liegt das Quartett a_1, b_1, c_1, d_1, es folgt sodann zwischen

denselben das Quartett $a_{1\cdot1}$, $b_{1\cdot1}$, $c_{1\cdot1}$ und $d_{1\cdot1}$, sodann a_2, b_2, c_2, d_2 und endlich A, B, C, D. Störungen verursacht an der hinteren Seite nur die excessive Entwicklung von d_2, wo die Zelle $a_{1\cdot1}$ auf der rechten Seite etwas aus ihrer Lage gedrängt erscheint.

Weit umfangreicher sind jedoch die Störungen am vegetativen Pole. Gehen wir von den vier Zellen am animalen Pole aus (a_1—d_1), so ist die vegetative Zellenscheibe, bestehend aus A, B, C und D, nunmehr ganz beträchtlich zu ersteren seitlich verschoben, oder mit anderen Worten, eine durch B und D gezogene Linie wird mit der durch b_1 und d_1 gezogenen einen beträchtlichen Winkel bilden (Textfig. 2). Dieses Verhalten, das schon jetzt scharf ausgeprägt ist, erhält sich bis auf späte Stadien, ich kann auf seine Bedeutung erst später eingehen. Ich will hier nur, wiederum vorausgreifend, bemerken, dass ich der leichteren Übersicht halber, wie vorher die Zelle D, so jetzt ihren weitaus größten Bestandtheil, nämlich X, konsequentermaßen als hinten annehmen muss, während sich die übrigen Zellen um sie in der bereits angedeuteten Weise gruppiren. Die oben erwähnte Symmetrieebene des animalen Poles fällt sodann ziemlich genau mit der Halbirungslinie des ersten Somatoblasten zusammen, die des vegetativen Poles dagegen nicht.



Textfig. 2.
Sechzehnzelliges Stadium vom animalen Pole, die Verschiebung beider Pole gegen einander zeigend.

Dieses 16zellige Stadium bildete den letzten, wenn ich so sagen darf, Ruhepunkt in der Furchung, von nun an folgen die Theilungen ununterbrochen auf einander. Bei Unio scheint dieses 16zellige Stadium nur ganz vorübergehend ausgebildet zu sein, da Lillie direkt das 17zellige Stadium an das 13zellige anschließt.

Die neuen Theilungen heben wiederum an mit dem hinteren Quadranten, indem die Zelle X (d_2) eine Tochterzelle abgiebt, und zwar nach rechts unten, auf dem Wege einer dexiotropen Theilung (Taf. II, Fig. 17). Die neugebildete Zelle, welche wir als erstes Derivat von X mit dem Zeichen x_1 versehen wollen, schließt sich ihrer Lage nach unmittelbar an D an, dieselbe in Gemeinschaft mit A, B, C und c_2 umschließend.

Die untere Hälfte des Eies verlassend müssen wir nun unsere Aufmerksamkeit dem animalen Pole zuwenden, an dem sich eine Anzahl wichtiger Theilungen vollzieht, eingeleitet durch die Theilung von $d_{1\cdot1}$ (Taf. II, Fig. 24), der sich bald die von $a_{1\cdot1}$, $b_{1\cdot1}$ und $c_{1\cdot1}$ anschließen. Die Richtung der Spindeln verläuft von links unten nach rechts oben, ist also dexiotrop. In diesen Theilungscyklus schiebt sich zeitlich ein zweiter ein, nämlich derjenige des direkt den animalen Pol bildenden Quartetts. Derselbe beginnt mit d_1, es folgen a_1 und c_1 und schließlich b_1 (Taf. III, Fig. 25). Bei allen diesen Theilungen ist der zeitlich frühere Eintritt der Theilung in dem hinteren Quadranten offenbar, es folgen sodann rechte und linke Seite, wobei erstere in der Regel ein wenig vor der letzteren voraus ist, und endlich vollendet der vordere Quadrant den Cyklus. Dies ist wenigstens das Verhalten in der Mehrzahl der Fälle, eine Variation innerhalb gewisser Grenzen kann ich jedoch nicht in Abrede stellen. Es standen mir beliebige Mengen aller dieser Stadien zur Verfügung, ich habe stets eine größere Zahl genau untersucht und aufgezeichnet, aber es würde von nur geringem Interesse sein, sich hier noch weiter in einzelnen Beispielen zu verbreiten. Es genügt mir, nochmals hervorzuheben, dass die oben gegebene Reihenfolge der einzelnen Quadranten nicht durchaus unveränderlich fixirt ist, so kann z. B. der vordere Quadrant den rechten oder linken überholen, am häufigsten wiederum den letzteren, nie aber erstreckt sich die Variation so weit, dass der hintere Quadrant vor den übrigen zurückbliebe.

Diese Theilungen haben die Zahl der ersten Ektodermgeneration auf 16 erhöht, ihr stehen neun andere Zellen gegenüber, von denen nur vier dem eigentlichen vegetativen Pole angehören, so dass noch fünf Zellen zurückbleiben, die ausschließlich der zweiten Ektodermgeneration angehören, einschließlich der des ersten Somatoblasten und dessen erstem Derivate x_1. Hierzu treten nun noch zwei neue Zellen, die während der eben beschriebenen Vorgänge am animalen Pole sich am vegetativen Pole ausgebildet haben. Die eine derselben wird dargestellt durch d_3 (Taf. II, Figg. 18, 20), die erste Zelle der dritten Ektodermgeneration bildend. Die Richtung der Theilungsspindel entspricht derjenigen von x_1, ist also dexiotrop. Die zweite Zelle, um welche es sich hier handelt, wird wiederum von X abgeschnürt, aber nun nach der x_1 gegenüberliegenden Seite, d. h. also nach links unten, auf dem Wege einer leiotropen Theilung. Ihrer Lage nach schließt sie sich dicht an das kurz vor ihr gebildete d_3 an, so dass die Zelle D nunmehr von einem Kranze kleinerer Zellen umgeben ist, der nur

noch eine kurze Berührungsstrecke mit X frei lässt. Es sind diese Zellen, rechts beginnend, x_1, A, B, C, c_2, d_3 und endlich x^2.

Ohne sich völlige Ruhe zu gönnen, setzt der Keim seine Theilungen fort, zunächst einige weniger wichtige vollziehend, welche zum Zerfall von c_2 in $c_{2\cdot1}$ und $c_{2\cdot2}$ führen und x_1 in $x_{1\cdot1}$ und $x_{1\cdot2}$ zerlegen. Von dem Quartett der zweiten Ektodermgeneration hatte sich bis jetzt nur $d_2 = X$ wiederholt getheilt, es folgt also nunmehr c_2 (Taf. II, Fig. 21), während a_2 und b_2 noch in Ruhe verharren, ein Zustand, der sich erst auf einem weit älteren Stadium ändern wird. Die Theilung von x_1 (Taf. II, Fig. 22) bietet kein besonderes Interesse dar.

Die eben erwähnte Theilung hat sich noch nicht völlig vollzogen, so folgen die vegetativen Zellen nunmehr dem Beispiele von D zur Vollendung der dritten Ektodermgeneration durch Abgabe je einer neuen Zelle, a_3, b_3, c_3. A ist in der Regel den übrigen etwas voraus, es folgen sodann B und endlich C (Taf. II, Figg. 22, 23). Diese Regel gilt wiederum nicht unbedingt, zuweilen sind B und C der Zelle A voraus, oder auch wieder B allein den beiden anderen.

Den unteren Pol verlassend kehren wir zum animalen Pole zurück, an dem sich jetzt eine Anzahl der bedeutungsvollsten Theilungen abspielt. Vorweg nehmen wir zunächst die erneute Theilung von x, welche ein drittes Derivat dieser mächtigen Zelle, x_3, liefert (Taf. III, Fig. 26). Dieselbe wird nahezu in der Medianebene nach dem animalen Pole hin abgegeben, später ist jedoch deutlich zu erkennen, dass die betreffende Zelle sich etwas nach rechts verschiebt und diese Lage konstant beibehält (Taf. III, Figg. 27, 28).

Von größerer Wichtigkeit aber sind für uns augenblicklich die Zellen des animalen Poles. Dieselben erfahren eine plötzliche, bedeutende Vermehrung von 16 auf 25 Zellen, hervorgerufen durch die Theilung von d_1, sowie die Theilungen des ganzen Quartetts $_{1\cdot1\cdot1}$ und $_{1\cdot1\cdot2}$. Eingeleitet werden dieselben durch d_1, dessen Spindel nahezu äquatorial liegt und zur Bildung von $d_{1\cdot3}$ führt (Taf. III, Figg. 26, 27). Es folgt sodann zunächst wieder der hintere Quadrant der beiden übrigen Quartetts, und sodann der Rest (Taf. III, Figg. 26—28). Im Einzelnen ist noch zu bemerken, dass in der Regel das Quartett $_{1\cdot1\cdot2}$ dem näher am animalen Pole gelegenen $_{1\cdot1\cdot1}$ etwas voraus eilt, während andererseits vordere und rechte Seite der linken voraus sind. Auch diese Regel bedarf der Einschränkung einer Variation innerhalb gewisser Grenzen. Am größten ist dieselbe innerhalb der einzelnen Quartetts in Rücksicht auf die einzelnen Quadranten, sehr gering dagegen nur im Verhältnis der bei-

den Quartetts zu einander, $_{1\cdot1\cdot2}$ pflegt sich in den weitaus meisten Fällen zuerst zu theilen. Auf die Bedeutung dieser starken Zellvermehrung am animalen Pole müssen wir später ausführlich zurückkommen.

Etwa gleichzeitig oder kurz auf diese Theilungen folgen einige weitere näher am unteren Pole. Von hohem Interesse sind zunächst die Theilungen von b_2 und a_2. Diese zweite Ektodermgeneration zeigt die größte zeitliche Differenz hinsichtlich der Theilung ihrer einzelnen Quadranten. Die erste Theilung fand nach dem 16zelligen Stadium statt unter Bildung von x_1 oder $d_{2\cdot2}$. Es folgte sodann c_2 nach dem 27zelligen Stadium unter Bildung von $c_{2\cdot1}$ und $c_{2\cdot2}$. Jetzt erst nach dem 42zelligen Stadium erfolgt die Theilung der beiden noch übrigen Quadranten a_2 und b_2 in $a_{2\cdot1}$, $a_{2\cdot2}$, bezw. $b_{2\cdot1}$ und $b_{2\cdot2}$. Die Richtung der Spindel ist in allen vier Quadranten deutlich erkennbar dieselbe (Taf. III, Fig. 29), nämlich dexiotrop.

Von größerer Wichtigkeit für die Differenzirung des Keimes ist jedoch eine nahezu gleichzeitig sich vollziehende Theilung direkt am vegetativen Pole, ich meine diejenige von D zur Abgabe einer vierten Generation. D zerfällt durch diese Theilung in eine vordere kleinere und eine hintere größere Zelle, welch letztere gegen erstere etwas nach rechts verschoben erscheint (Taf. III, Figg. 30, 29). Die neugebildete Zelle d_1 nimmt gegenüber allen anderen eine ähnliche Sonderstellung ein, wie schon vorher der erste Somatoblast, wir wollen diese Zelle vorläufig als zweiten Somatoblasten bezeichnen, wiederum die Nomenklatur der Anneliden zu Rathe ziehend, abgekürzt = M.

Eine weitere Theilung, auf die ich besondere Aufmerksamkeit lenken möchte, spielt sich wiederum an X ab. Dieselbe giebt vor ihrer ersten Bilateraltheilung noch eine letzte Zelle ab, x_1, deren Theilungsspindel höchst eigenthümliche Lageverschiebungen durchzumachen hat. Dieselbe liegt nämlich zumeist völlig horizontal, in ihrer Äquatorialplatte genau die spätere Symmetrieebene kennzeichnend, so dass wir hier scheinbar die Spindel zur ersten Bilateraltheilung vor uns haben (Taf. III, Fig. 30), aber eben nur scheinbar, denn mit der Ausbildung der Tochterplatten erfährt die Spindelachse eine Drehung, so dass sie schließlich schräg von rechts hinten und oben nach links vorn und unten gerichtet ist (Taf. III, Fig. 31). Dem entsprechend liegt das neu entstandene Produkt von X als x_1 in der Lücke zwischen x_2 und x_1, so dass X und M, die beiden Somatoblasten, nunmehr gänzlich durch eine Zellenreihe von einander getrennt sind.

Ehe wir uns den erneuten Theilungen beider Somatoblasten zuwenden, die zur scharfen Ausprägung der bilateralen Symmetrie des Keimes führen, will ich erst noch einige untergeordnete Theilungen anführen, um das Gesammtbild zu ergänzen. Die eine dieser Theilungen bezieht sich auf $c_{2\cdot2}$, dieselbe entspricht innerhalb ihres Quartetts derjenigen von x_1, in welcher Zelle wir ja den Repräsentanten von $d_{2\cdot2}$ vor uns haben. Die erwähnte Theilung führt zur Bildung von $c_{2\cdot2\cdot1}$ und $c_{2\cdot2\cdot2}$ (Taf. III, Figg. 32 und 33). Die Theilung der übrigen zu diesem Quartett gehörigen Quadranten habe ich nicht mehr zu verfolgen vermocht.

Die zweite, noch anzuführende Theilung ist diejenige von $x_{1\cdot1}$ (Taf. III, Figg. 33, 34). Sie ist zeitlich bereits nicht mehr völlig scharf präcisirt, so sehen wir sie in Fig. 33 sich vor der bilateralen Theilung von x vollziehen, in Fig. 34 nach derselben. $x_{1\cdot1\cdot2}$ schiebt sich dabei allmählich an $x_{1\cdot2}$ vorbei, bis es schließlich M erreicht und nun an der Umgrenzung derselben Theil nimmt, seinerseits umschlossen von $x_{1\cdot2}$, $x_{1\cdot1\cdot1}$ u. A. (Taf. III, Fig. 35).

Etwas vorgreifend muss ich endlich hier zunächst noch einige weitere Veränderungen am animalen Pole anführen, welche die Zellen der ersten Ektodermgeneration wiederum um vier vermehren, so dass dieselben alsdann die Zahl 29 erreichen. Wir hatten oben gesehen, dass die Quartetts $_{1\cdot1\cdot1}$ und $_{1\cdot1\cdot2}$ sich völlig getheilt hatten, dass ferner d_1 eine erneute Theilung unter Bildung von $d_{1\cdot3}$ erfahren hatte, jetzt vollendet das letztere Quartett seine Theilung unter Bildung von $a_{1\cdot3}$, $b_{1\cdot3}$, $c_{1\cdot3}$ (Taf. IV, Fig. 37). Gleichzeitig beginnt auch das letzte der vier ursprünglichen Quartetts in die Theilung einzutreten, wiederum ist es der hintere Quadrant $d_{1\cdot2}$, welcher den übrigen vorauseilt, die beiden neuen Zellen $d_{1\cdot2\cdot1}$ und $d_{1\cdot2\cdot2}$ bildend. Die Spindel liegt genau eben so wie vorher diejenige von d_1 gelegen hat, d. h. nahezu äquatorial (Taf. IV, Fig. 37). Die Theilung der drei noch übrigen Zellen des betreffenden Quartetts zu verfolgen, scheiterte an der immer unsicherer werdenden Diagnosticirung der einzelnen Zellen, da jede Orientirungsmarke am animalen Pole verloren geht. Bereits auf dem abgebildeten Stadium von Fig. 37 habe ich auf eine genaue Bezeichnung der meisten Zellen verzichtet. Ohne dass es zur Ausbildung regelmäßig angeordneter Zellkomplexe käme, wie beispielsweise bei den Anneliden und Prosobranchiern, treten sich stets steigernde Verschiebungen auf, so dass wir schließlich nur noch zwei Komplexe innerhalb der ersten Ektodermgeneration festzuhalten vermögen, eine centrale Zellenplatte direkt am animalen Pole und einen dieselbe um-

gebenden Ring von Zellen, im Wesentlichen bestehend aus den Quartetts $_{1\cdot1\cdot1}$ und $_{1\cdot1\cdot2}$.

Doch kehren wir zum unteren Pole zurück. Zwei Theilungen sind es vor Allem, die jetzt unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken, die ersten Bilateraltheilungen der beiden Somatoblasten. Fassen wir zunächst Fig. 33 und 34 auf Taf. III ins Auge. In ersterer Figur tritt eine Spindel in X auf, während $x_{1\cdot1}$ sich eben in Theilung befindet, alles Übrige ist in Ruhe. Diese Theilung zerlegt X in zwei bilaterale Hälften, wie Fig. 34 zeigt. Unmittelbar auf diese Theilung des ersten Somatoblasten folgt diejenige des zweiten Taf. III, Fig. 34) und zerlegt auch M in zwei bilaterale Hälften, wie beispielsweise Fig. 38 auf Taf. IV zeigt.

Diese eben geschilderte Zeitfolge der beiden Spindeln auf einander scheint der normale Gang der Entwicklung zu sein, daneben liegt mir aber eine zweite Serie von Präparaten vor, welche denselben etwas anders darstellen, ohne dass ich Grund hätte, den einen oder anderen beider Typen für anormal zu halten. Nämlich in Fig. 35 auf Taf. III tritt eine bilateral gerichtete Spindel in M vor der Theilung von X auf und in Fig. 36 erfolgt thatsächlich die Theilung von X erst nach der Theilung von M. Der Komplex der Derivate von X erscheint auf dieser Fig. 36 sehr stark ausgedehnt, in Folge einer bedeutenden Abflachung, welche die Zellen durch innere vorübergehende Vorgänge erlitten haben, auf die ich weiter unten kurz im Zusammenhange zu sprechen komme.

Ein derartiges schwankendes Verhalten, wie wir es eben in dem Auftreten der beiden ersten Bilateraltheilungen wahrgenommen haben, nöthigt uns, eine immer größer werdende Variation der Zellfolge innerhalb der bisher ziemlich fest umschriebenen Grenzen anzunehmen, zumal uns eine Betrachtung anderer Zellkomplexe Ähnliches lehrt. In Fig. 33 hat die Zelle $x_{1\cdot1}$ die Theilung der Tochterplatten bereits vollzogen, während X sich erst zur Theilung anschickt, in Fig. 35 ist sie bereits völlig getheilt, während M die Spindel zur Bilateraltheilung angelegt hat, und in Fig. 34 endlich befindet sie sich erst in Vorbereitung zur Theilung, während X schon völlig bilateral getheilt ist und M sich eben theilt.

Aber trotz aller dieser Differenzen wird durch diese Theilungen stets ein Endstadium erreicht, welches an dem Keime zwei Paare bilateral getheilter Zellen erkennen lässt, welche durch einen Zellenstreifen, die Derivate von X, getrennt erscheinen. In Fig. 36 habe ich versucht, dieselben noch möglichst ungezwungen auf ihre ur-

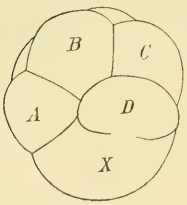
sprüngliche Lage zurückzuführen, später ist dies in Folge starker Verschiebungen kaum mehr möglich. Aber festzuhalten ist, dass jetzt an dem Keime die bilaterale Symmetrieebene scharf ausgeprägt ist, sie wird genau durch die Scheidungslinie je zweier der bilateral gelegenen Zellen gekennzeichnet.

Von hier wird es jetzt wohl an der Zeit sein, einen kurzen Blick rückwärts zu werfen, um die Beziehungen der so eben gewonnenen Symmetrieebene zu den jüngeren Stadien zu erläutern. Als Fixpunkt dienen uns die bilateral gelegenen Zellen von X. Entsprechend ihrem späteren Schicksal als Schalendrüsenzellen, ein Faktum, das ich hier vorausgreifend als bewiesen annehme, liegen sie an der hinteren, oberen Seite des Keimes, und demgemäß müssen wir auch der einfachen ungetheilten Zelle X diese Lage zuweisen. Meine sämmtlichen Figuren sind nach dieser Auffassung orientirt. Von diesem Fixpunkte ausgehend müssen wir nun versuchen, die übrigen Zellkomplexe um denselben zu gruppiren. Zunächst der animale Pol. Derselbe weist eine gewisse Asymmetrie darin auf, dass ein Derivat von X, x_3, sich dem Zellenkomplexe der ersten Ektodermgeneration auf der rechten Seite angeschlossen hat. Es ist dies eben dieselbe Stelle, wo sich X bei seiner Bildung eindrängte und $a_{1\text{-}1}$ etwas nach rechts hin verschob. Die übrigen Verlagerungen des animalen Poles gegenüber der Symmetrieebene sind nur ganz geringe. Betreffs einzelner Figuren will ich hier hinzufügen, dass die scheinbar starke Verschiebung (z. B. auf Figg. 27 und 28) nur darauf beruht, dass der Keim zur klareren Übersicht etwas nach rechts übergerollt ist. Auf jüngeren Stadien (Figg. 13, 15, 24) ist die fast genau in Kreuzform geordnete Lage von a_1—d_1 sofort in die Augen springend, auf späteren aber erleiden sie eine bestimmte, ganz konstante Verschiebung, in so fern nun nicht mehr d_1 hinten, a_1 und c_1 zu beiden Seiten, b_1 vorn liegt, sondern vielmehr $d_1 + a_1$ hinten, $b_1 + c_1$ vorn (Figg. 27, 28), also etwa derselben Lage entsprechend, wie sie auf dem achtzelligen Stadium ausgesprägt war. Ich lege diesen Verschiebungen keine große Bedeutung bei, mehr dagegen denen des vegetativen Poles. Wir sahen, wie hier von Anfang an das vegetative Zellenquartett gegenüber dem animalen eine Drehung erfuhr, so dass die durch D, B geführte Linie schräg zu einer solchen durch d_1/b_1 gezogen lag. Von X aus gerechnet lag D also sodann schräg nach links unten (Fig. 16). Dieses Verhältnis der gegenseitigen Lage erhält sich sehr prägnant durch eine ganze Reihe von Stadien (Figg. 20 bis 23 und andere). Eine Änderung erleidet dasselbe jedoch durch

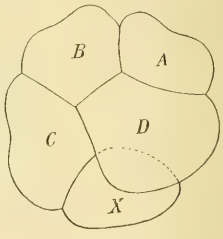
die Bildung von *M*, welche von der Zelle *D* nur einen kleinen Rest zurücklässt. Die Spindel dieser Theilung ist, wenn man den Keim außerhalb stehend von hinten betrachtet, von links vorn nach rechts hinten gerichtet. Auf diese Weise wird also *M* wieder von der Verschiebung, die *D* nach links erlitten hatte, in die Symmetrieebene zurück verlagert, und so erklärt es sich, dass die erste bilaterale Theilung von *X* und *M* dieselbe bilaterale Symmetrieebene zu markiren vermag. Leichter ist der Vorgang zu verstehen, wenn man von *X* als der Mutterzelle ausgeht, dieselbe Zelle als in der bilateralen Symmetrie liegend angenommen. Dann giebt *X* zunächst die Zelle *D* nach der linken Seite ab, welche Zelle demnach ganz entsprechend der obigen Schilderung auf die Seite zu liegen kommt. Jetzt bei der Bildung von *M* wird diese seitliche Verlagerung wieder aufgehoben, indem nun der größere Theil von *D* wieder nach rechts hinüber in die Symmetrieebene als *M* geschoben wird. Nur die schon früher gebildete Zelle d_3 und *D* selbst bleiben außerhalb derselben liegen. *M* und *X* zusammengenommen bilden den weitaus größten Theil der ursprünglichen großen Zelle *D*, und nimmt eben diese Hauptmasse jetzt den hinteren Bezirk des Körpers ein, so ist es naturgemäß, auch in der noch ungetheilten großen Zelle des achtzelligen Stadiums und weiterhin des vierzelligen Stadiums den hinteren Theil des Keimes zu erblicken. Nimmt aber *D* auf dem vierzelligen Stadium den hinteren Pol ein, so muss *B* den vorderen Theil des Keimes, *A* und *C* die seitlichen Hälften bilden. Die beiden ersten Furchungsebenen müssen demnach schräg zur Symmetrieebene geneigt sein. Vom vierzelligen Stadium aus uns rückwärts wendend, erkennen wir nun, dass das zweizellige Stadium, in den späteren Furchungskeim einbeschrieben, eine schräge Richtung annehmen muss, die größere Zelle nach links hinten, die kleinere nach rechts vorn gerichtet. Nur so wenigstens lässt sich aus ihm das vierzellige Stadium mit den schräg gerichteten Furchungsebenen ableiten, und damit sind die späteren Bezirke des Keimes gegeben von dem Augenblicke an, wo die erste Furchungsspindel sich in der Richtung von links hinten nach rechts vorn im noch ungefurchten Keime eingestellt hat.

Diese Deduktionen lassen sich noch weiter ausführen durch einen Vergleich mit anderen Formen. Ich greife Nereis heraus. Nach Wilson ist das vierzellige Stadium bei diesem Anneliden derart orientirt, dass *D* und *C* hinten, *A* und *B* vorn liegen, die beiden ersten Furchungsebenen also mit der späteren Median- und Querebene zusammenfallen. Dieser Gegensatz beider Formen lässt sich sofort

erklären, wenn wir obige Ausführungen zu Hilfe nehmen. Als Fixpunkt haben wir in beiden Fällen die Lage von *X* auf der Hinterseite des Keimes, mag dieselbe nun sofort vollendet ausgeprägt sein, wie bei Dreissensia, oder mag sie zunächst noch eine kleine seitliche Verlagerung aufweisen, wie bei Nereis. Nun ist bei Nereis der erste Somatoblast weit kleiner als die zurückbleibende Makromere *D*, nur ein kleiner Theil der Zelle *D* des vierzelligen Stadiums wird also an dem Aufbau der späteren Hinterseite der Larve Theil haben, der größere wird seitlich liegen bleiben, daher die oben angegebene Orientirung des vierzelligen Stadiums. Umgekehrt ist es bei Dreissensia, hier liefert der weitaus größere Theil der Zelle *D* die Hinterseite, also ist die andere Orientirung am Platze. Die Textfigg. 3 und 4 werden diese Ausführungen noch deutlicher machen. Wir



Textfig. 3.



Textfig. 4.

Fig. 3. Übergang zum neunzelligen Stadium von Dreissensia. Vom vegetativen Pole gesehen.
Fig 4. Neunzelliges Stadium von Nereis im Übergang zum 16zelligen Stadium. Nach einer Figur Wilson's. Vom vegetativen Pole gesehen.

sehen dieselben außerdem noch an anderen Anneliden bestätigt. Bei Amphitrite sind die Makromeren weniger umfangreich als der erste Somatoblast und sofort giebt Mead dem vierzelligen Stadium dieselbe Orientirung, wie ich sie für Dreissensia angegeben habe. Die Lage der vier vegetativen Zellen auf späteren Stadien wird durch die verschiedene Orientirung des vierzelligen Stadiums nur wenig beeinflusst, dieselbe ist schon auf dem 16zelligen Stadium bei Dreissensia ganz dieselbe wie bei Nereis, in Folge der Verschiebungen, die mit der Bildung des ersten Somatoblasten zusammenhängen und die oben eingehend geschildert sind.

Eine tiefere allgemeine Bedeutung der beiden ersten Furchungsebenen für die späteren Organisationsverhältnisse der Larve ist also wohl kaum anzunehmen, das beweisen schon die außerordentlich

verschiedenen Angaben. Wie eng ihre Orientirung mit den Eigenthümlichkeiten des Furchungskeimes in jedem einzelnen Falle zusammenhängt, das glaube ich gerade durch die obigen Ausführungen am besten bewiesen zu haben. Übrigens schreiben auch Wilson und Conklin der Lage der ersten Furchungsebenen eine nur untergeordnete Rolle zu.

Nach dieser längeren Abschweifung kehren wir nun zur weiteren Furchung des Keimes zurück. Wir verließen dieselbe unmittelbar nach der Ausbildung der bilateralen Symmetrie von *X* und *M*. Es wird nunmehr unsere Hauptaufgabe sein, das Schicksal der beiden Somatoblasten weiter zu verfolgen, da dieselben zwei wichtigen Organkomplexen den Ursprung geben. Die nächste Theilung vollzieht sich an *X*, indem beide bilateral gelegene Zellen gleichzeitig ein kleineres Derivat nach derselben Seite hin abgeben, und zwar nach rechts, wir nennen beide x_3. Auffallend ist, dass jetzt plötzlich die Bilateraltheilung wiederum von einer spiraligen unterbrochen wird, wie Fig. 38 auf Taf. IV deutlich zeigt.

Eine ganz ähnliche Theilung macht auch der zweite Somatoblast, *M*, durch, er giebt je eine kleinere Zelle nach vorn und auf die linke Seite ab, ebenfalls noch einmal den spiraligen Theilungsmodus aufweisend (Taf. IV, Fig. 39 *m*). Nach Abgabe dieser kleinen Elemente enthalten beide Somatoblasten nunmehr je eine geschlossene Organanlage in sich, und zwar, um es kurz zu sagen, *X*/*X* die Anlage der Schalendrüse, *M M* Theile des Mesenchymmuskelgewebes. Die weitere Vermehrung beider äußert sich nun in einer Anzahl auf einander folgender Bilateraltheilungen, so zunächst in *X* auf Fig. 40, wobei stets die eine Seite der anderen in der Theilung voraus eilt, ein Verhalten, das auch Lillie bei Unio zu konstatiren vermochte, dann in *M* (Fig. 42), sodann wiederum in *X* (Fig. 43), auch jetzt mit größeren Zeitdifferenzen der beiden symmetrisch gelagerten Zellen. Später folgt sodann wieder *M*, bis die Theilungen durch die Formveränderungen des betreffenden Organs oder Organkomplexes sich wieder unregelmäßiger gestalten.

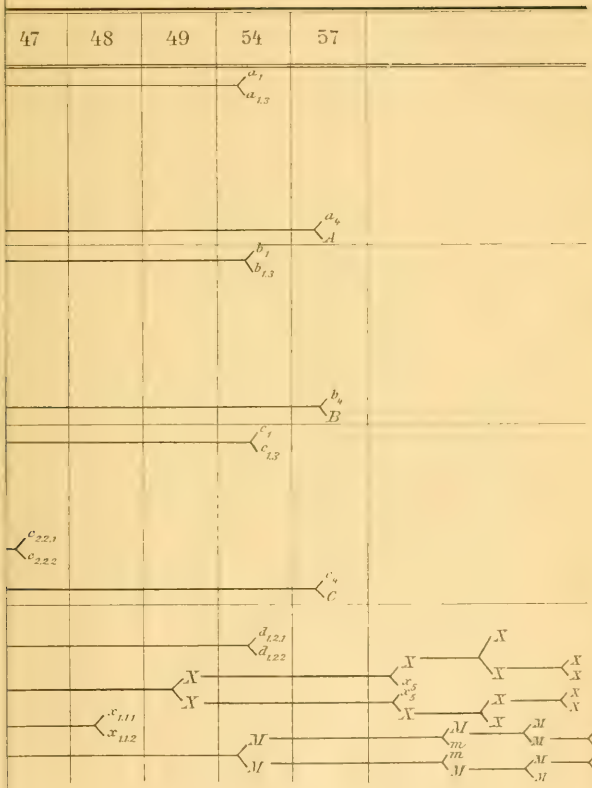
Es wird jetzt an der Zeit sein, etwas genauer das Schicksal der einzelnen bisher besprochenen Zellenkomplexe ins Auge zu fassen, und den Antheil klar zu legen, welchen dieselben am Aufbau der Larve nehmen. Ich verweise bei dieser Betrachtung vor Allem auf die beigegebene Skizze von Fig. 48 auf Taf. IV, welche uns den Keim, so weit wir ihn bis jetzt etwa verfolgt haben, in seinen einzelnen Regionen gesondert darstellt. Ich habe hierzu direkt das

Stadium von Fig. 42 mit ganz geringfügigen Modifikationen gewählt. Vermag ich auch nicht mehr von jeder einzelnen Zelle mit absoluter Sicherheit ihre Zugehörigkeit anzugeben, die einzelnen Komplexe bestehen sicherlich in dieser Anordnung, mag die eine oder andere Zelle immerhin auch vielleicht eine etwas andere Stelle beanspruchen. Wir zählen im Ganzen neun verschiedene Komplexe, die wir nun in ihrer weiteren Ausbildung begleiten wollen.

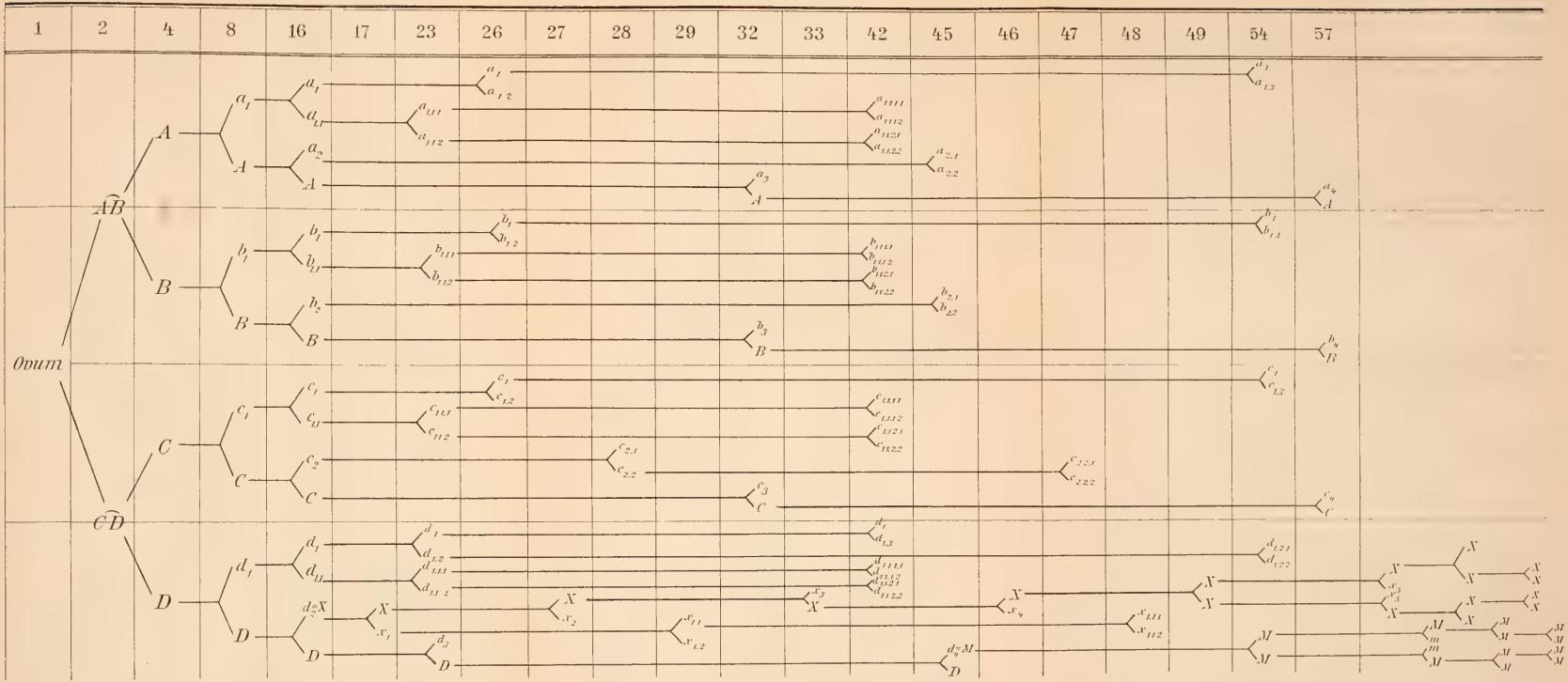
Die erste Ektodermgeneration (in der Figur gelbgrün gehalten) hat bis zu dem zuletzt geschilderten Stadium die bei Weitem größte Zahl von Zellen erreicht. Aus ihr leiten sich Scheitelplatte und Velum ab, und zwar wird letzteres dem Hauptantheile nach gebildet von der Randzone (auf der Figur dunkler gehalten), also den Zellenkomplexen $_{1.1}$ nebst deren Derivaten, während die Scheitelplatte aus den direkt den animalen Pol bildenden Zellen ihren Ursprung nehmen muss. Besonders beachtenswerth ist die schiefe Lage des ganzen Komplexes. Dieselbe besteht bereits seit dem achtzelligen Stadium, und wir werden später sehen, wie das Velum genau dieselbe Lage in der Organisation der ausgebildeten Larve besitzt.

Auf die erste Ektodermgeneration erfolgt die Abschnürung einer zweiten und dritten (blau und grün gehalten auf der Figur), und nichts hindert uns daran, noch eine vierte oder selbst fünfte anzunehmen (auf der Figur hellbraun gehalten), deren Bildung wir in Fig. 39 vor uns sehen, während eine vierte ihre Entstehung unmittelbar nach den ersten Bilateraltheilungen nahm. Lillie will zwar für Unio nur drei Ektodermgenerationen gelten lassen, ich vermag bei diesen dotterarmen Eiern eine derartige strenge Sonderung nicht durchzuführen, es könnte allein die Rücksicht auf andere Formen mit dotterreichen Eiern bestimmend wirken, da hier in der That eine solche Scheidung auftritt. Ich muss diese Worte Carazzi gegenüber unbedingt aufrecht erhalten, denn nichts würde der Forschung verderblicher sein als die Anwendung reiner Analogieschlüsse. Wird der Beweis der drei Ektodermgenerationen für die in Frage kommenden Formen, wie er Lillie sowohl wie mir unmöglich war, erbracht — gut, bis dahin dürfen wir aber den Zweifel nicht unterdrücken. Die Mangelhaftigkeit der Beweisführung Fujita's gebe ich dagegen Carazzi vollkommen zu. In neuester Zeit giebt übrigens Viguier für Thetys ebenfalls vier Ektodermgenerationen an, aber leider fehlt auch hier das allein beweisende Spindelstadium. Jedenfalls liefern aber die nun folgenden Ektodermgenerationen die vorderen und seitlichen Regionen des Körpers, wenn wir von dem ersten

lymorpha.


47
48
49
54
57
a_1
$a_{1.3}$
a_4
A
b_1
$b_{1.3}$
b_4
B
c_1
$c_{1.3}$
$c_{2.2.1}$
$c_{2.2.2}$
c_4
C
$d_{1.2.1}$
$d_{1.2.2}$
X
X
$x_{1.1.1}$
$x_{1.1.2}$
M
M
X
X
x_5
x_5
X
X
X
X
X
X
X
X
M
m
M
m
M
M
M
M
M
M
M
M

Übersicht der Furchung von Dreissensia polymorpha.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Somatoblasten, welcher ja auch der zweiten Generation angehört, ganz absehen und hinzufügen, dass die oberen Randpartien der zweiten Generation wahrscheinlich ebenfalls mit einigen Zellen an der Bildung des Velum Theil nehmen, indem sie die Lücken zwischen den einzelnen Quadranten der ersten Generation völlig ausfüllen, und wenn wir ferner hinzufügen, dass die eine oder andere Zelle der zweiten wie dritten Generation zur Bildung von Mesenchym ins Innere rückt, wie wir später sehen werden.

Einen weiteren gesonderten Komplex stellen dann endlich die Zellen des vegetativen Poles dar auf der Figur dunkelbraun punktirt, sie werden durch eine Einstülpung nach innen verlagert zur Bildung des Mitteldarmes nebst dessen Anhangsdrüsen.

Schließlich bleiben noch die beiden Somatoblasten zu betrachten übrig. Der zweite Somatoblast, welcher der vierten Generation entstammt (auf der Figur roth gehalten), wird später in einem besonderen Kapitel ausführlich behandelt werden, näher eingehen müssen wir dagegen auf den ersten Somatoblast gelb gehalten auf der Figur. Derselbe zerfällt in drei gesonderte Partien. Eine mittlere Partie auf der Figur punktirt zeichnet sich vor Allem durch die Größe der Zellen und die längere Zeit anhaltenden Bilateraltheilungen aus, durch Einstülpung geht aus ihr die Schalendrüse (*sd*) hervor. Mit ihrer Einstülpung rückt zugleich der Velarkranz an der Hinterseite, wo er zunächst noch offen war, mit seinen beiden Enden an einander, um so schließlich einen geschlossenen Ring zu bilden, unter besonderer Theilnahme von $d_{1.2}$.

Als zweiten Bestandtheil des ersten Somatoblasten müssen wir das kleine Derivat x_1 ansehen, welches in den umliegenden Ektodermzellen verschwindet und zu keinem besonderen Organe zu verfolgen ist.

Die dritte Partie endlich besteht aus einer Reihe kleinerer Derivate, welche successive von X nach unten hin abgegeben wurden (gelb auf der Figur und ohne Punkte). Sie bewirken hauptsächlich die Umwachsung des zweiten Somatoblasten, dehnen sich später gewaltig aus und spielen in dem Aufbau der Larve als sog. Ventralplatte (Vp) eine bedeutende Rolle. Wir werden desshalb später auf sie zurückzukommen haben.

Es ist eine weit verbreitete Erscheinung unter Mollusken wie manchen anderen Thiergruppen, dass bei der Furchung in bestimmten Zwischenräumen nach einer Theilung weite Hohlräume zwischen den

getheilten Zellen auftreten. Dieselben wurden in letzterer Zeit namentlich durch Stauffacher von Cyclas, durch Kofoid von Limax agrestis und durch mich von Limax maximus genau beschrieben. Dreissensia weist dieselben in ganz der gleichen, eben so starken Ausbildung auf, wie die eben genannten Formen. Ich beabsichtige jedoch durchaus nicht, mich nochmals hier bis in die Einzelheiten hinein über dieselben zu verbreiten, nur einige wenige Stadien will ich als Beispiele herausgreifen und zum Belege in einigen Abbildungen vorlegen. Fig. 60 auf Taf. VI zeigt uns ein zweizelliges Stadium mit weitem, zwischen beiden Zellen gelegenem Flüssigkeitsraume, weiter Fig. 61 einen eben solchen vom achtzelligen Stadium, Fig. 62 von einem 16zelligen und endlich Fig. 63 von einem noch älteren Stadium. Man beachte, wie weit auch hier die Vacuolisirung vordringen kann, bis zu welch dünner Plasmaschicht sich die einzelnen Zellen unter dem anwachsenden Drucke abzuplatten vermögen, alles Verhältnisse, die durchaus an Limax maximus erinnern. Nur ein Unterschied macht sich zwischen beiden geltend, und dieser hängt eng mit dem verschiedenen Furchungsmodus zusammen. Bei Limax maximus verlief die Furchung sehr regelmäßig, in so fern die einzelnen Quartetts fast stets gleichzeitig die Theilung vollzogen, so dass zwischen den Theilungsphasen geometrisch regelmäßig gestaltete Ruhestadien lagen, auf denen sodann die erwähnten Erscheinungen sich abspielten. Hier liegen die Verhältnisse anders. Der unregelmäßige Verlauf der Furchung, der fast eine Zelle nach der anderen sich theilen lässt, verwischt nahezu völlig eine derartige Regelmäßigkeit, sie lässt sich nur von dem zweizelligen bis zum sechzehnzelligen Stadium verfolgen, sodann treten die Erscheinungen ganz unregelmäßig an den verschiedensten Stellen des Keimes auf, erhalten sich aber bis in die Gastrulation hinein.

Die Bedeutung dieser Flüssigkeitsräume ist ganz dieselbe wie bei Limax maximus, es sind Exkreträume, welche verbrauchte Stoffe nach außen befördern. Deutlich lässt sich am lebenden Objekt im freien Wasser das Kollabiren der Furchungskugeln nach dem Ausstoßen der Flüssigkeit beobachten, und mein konservirtes Material lässt alle Übergänge von einer extrem ausgedehnten Furchungskugel bis zu einem völligen massiven Zellenhaufen erkennen. Wenn ich hier eine weitere Darstellung unterlasse, so geschieht es nur desshalb, weil es nichts weiter wäre, als eine direkte Wiederholung meiner Schilderung von Limax maximus.

Was die specielle Verbreitung dieser Exkreträume innerhalb der

Lamellibranchiatengruppe betrifft, so muss ich hier zunächst an die Beobachtungen Lovén's erinnern, dessen für ihre Zeit außerordentlich exakten Beobachtungen jetzt einen allzu tiefgehenden Vergleich nicht mehr gestatten, aber doch auf ähnliche Vorgänge schließen lassen. Er erwähnt nämlich während der Furchung (von Modiolaria und Cardium) ein abwechselndes Hervortreten und Wiederverschmelzen der Furchungskugeln, verbunden zugleich mit einem Verschwinden und Wiedersichtbarwerden der Kerne. Die Worte, mit denen er diese Vorgänge beschreibt, lassen sich sehr wohl darauf anwenden, dass in Folge der mächtigen Exkreträume die Grenzen der vorher sich deutlich abhebenden Zellkugeln schwerer sichtbar werden und so plötzlich wieder ein Stadium mit scheinbar geringerer Zellenzahl darstellen. Nur so wenigstens erscheint mir die Darstellung Lovén's völlig verständlich.

Sehr stark entwickelt sind diese Exkreträume auch bei Cyclas nach Stauffacher's Darstellung. Er schildert diese Processe derart, als ob der helle Raum kontinuirlich in das Plasma ohne trennende Membran überginge. Sowohl Kofoid wie ich haben ein derartiges Verhalten als durchaus unwahrscheinlich hingestellt, und jetzt durch das erneute Studium dieser Vorgänge bei Dreissensia bin ich in diesem Urtheil nur noch bestärkt worden.

Auffallenderweise scheinen diese Vorgänge bei den Unioniden völlig zu fehlen, Lillie erwähnt dieselben nirgends, höchstens spricht er zuweilen (vom zwei- und achtzehnzelligen Stadium) von einer Abflachung der Zellen. Dagegen scheinen mir die Abbildungen früherer Beobachter entschieden für ihr Vorhandensein zu sprechen Flemming.

Auf einen Punkt muss ich schließlich noch genauer eingehen, er betrifft Kofoid's Erklärung dieser Exkreträume. Kofoid nimmt an, dass Süßwasser und vor Allem Eiweißhüllen hemmend auf die Exosmose der Abfallstoffe einwirken, und dass in Folge dieser verlangsamten Exosmose die inneren Exkreträume zu Stande kämen. Vergleichen wir zunächst Dreissensia mit Limax, so müssten die Eiweißhüllen bei letzterer einen ungleich stärkeren, steigernden Einfluss auf Umfang und Häufigkeit der Exkreträume ausüben. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall, Dreissensia übertrifft eher noch Limax maximus.

Dass erstere in der relativ kurzen Zeit ihres Aufenhaltes im Süßwasser dieselben erst erworben haben soll, ist wohl kaum anzunehmen, zumal sie in ihrer übrigen Entwicklung sich bis in die geringsten Einzelheiten hinein den marinen Lamellibranchiern anschließt,

so weit sich dies eben aus der bisherigen Litteratur herauslesen lässt. Zudem besitzen wir noch keine genaue Darstellung der Furchung der marinen Formen, bei welchen dieselben Exkreträume möglicherweise ebenfalls auftreten.

Als sicher kann ich jedenfalls in Folge des Vergleiches von Dreissensia und Limax hinstellen, dass die kompakte Umhüllung des Eies von Eiweiß und Gallertschale keinen Einfluss auf etwaige Verstärkung dieser Processe ausübt, und würde bewiesen werden, dass auch marine Formen sie wohl ausgebildet besitzen, so würde auch ein Einfluss des Süßwassers nicht anzunehmen sein. Nicht die physiologischen, äußeren Bedingungen, unter welche das Ei gesetzt ist, würden dann die Abscheidung der Exkretprodukte nach innen bedingen, sondern die Ursachen müssten in inneren, uns freilich noch kaum bekannten Vorgängen zu suchen sein. Die Rolle, welche der Kern bei der Abscheidung dieser Stoffe spielt, ist vielleicht ein derartiger Faktor.

Kofoid suchte seine Ansicht auch experimentell zu bestätigen, indem er Eier von Physa in Salzlösungen verschiedener Koncentration brachte. Er fand dann, dass dieselben einen mehr oder weniger großen retardirenden und abschwächenden Einfluss auf die Ausbildung der Exkreträume ausübten. So einleuchtend dieses Experiment auch zunächst erscheinen mag, man möge dabei wohl bedenken, dass ein derart abnormes Medium, in welchem sich die Eier befinden, den ganzen Organismus des Eies unbedingt schwächen und seine Lebensthätigkeit herabsetzen muss, wenn die Furchung dabei auch noch normal verläuft. Verlangsamung und Abschwächung dieser Processe würden hierdurch schon eine genügende Erklärung finden, zumal stärkere Lösungen die Lebensthätigkeit völlig sistirten.

II. Die Umbildung des Furchungskeimes in die junge Trochophoralarve.

Eine ganze Reihe tiefgreifender Umwandlungen sind es, welche aus dem Keime, den wir als länglich ovale Blastula verlassen haben, die Trochophoralarve in ihren Grundzügen hervorgehen lassen. Der erste dieser Processe ist die Bildung des Mitteldarmes, hervorgehend aus einer Einstülpung am vegetativen Pole, der zweite besteht in der Ausbildung der Schalendrüse, die sich noch tiefer einsenkt als die Mitteldarmanlage. Weiter haben wir dann die Ausbildung des Mesenchymmuskelgewebes ins Auge zu fassen, und endlich noch die definitive Anordnung der Velarzellen nebst Scheitelplatte.

Beginnen wir mit der Bildung des Mitteldarmes, der Gastrulation also. Die ersten Anfänge einer Einsenkung der vegetativen Zellen, zu denen sich, wie wir oben sahen, noch zwei kleinere Derivate von *M* zugesellten, machen sich schon sehr frühzeitig bemerkbar (vgl. Figg. 41 und 42 auf Taf. IV). Auf dem nächsten Stadium, Fig. 44 ist die Einsenkung bereits etwas tiefer geworden, wir erkennen sie deutlich auf einem Schnitt von einem etwa gleichaltrigen Stadium Fig. 64 auf Taf. VI). Je mehr sich diese Anlage nach innen drängt, desto mehr verengt sich auch der ursprünglich weit ausgedehnte Blastoporus zu einem in der Symmetrieebene gelegenen, kurzen Schlitz (Fig. 65 auf Taf. VI), um auch diese Gestalt bald mit derjenigen einer fast kreisrunden Öffnung zu vertauschen (Fig. 44 auf Taf. IV und Fig. 66 auf Taf. VI). Bei Beginn der Einstülpung nehmen die Entodermzellen in Folge des seitlichen Druckes eine längliche, förmlich gestielte Gestalt an (Figg. 64, 65), später verlagern sie sich als regelmäßige Begrenzung des Mitteldarmsäckchens völlig ins Innere des Keimes.

Ehe wir aber ihr weiteres Schicksal verfolgen, müssen wir die sich gleichzeitig abspielende Bildung der Schalendrüse nachholen. Wir verließen den aus dem umfangreichsten, mittleren Theile des ersten Somatoblasten hervorgegangenen Zellenkomplex auf dem Stadium von sechs Zellen (Fig. 43 auf Taf. IV). Bei seitlicher Ansicht ist schon jetzt eine deutliche, flache Einsenkung dieser Zellen zu bemerken, man vergleiche den Schnitt von Fig. 64 auf Taf. VI, der ein etwa gleichaltriges Stadium darstellt. Die einzelnen Zellen ragen tief in das Innere der Furchungshöhle hinein, unter reger Zellvermehrung wird die Einstülpung tiefer (Fig. 65) und endlich bildet die ganze Anlage ein auf den ersten Blick der Darmanlage zum Verwechseln ähnliches Säckchen. Die Einstülpungsöffnung, welche ursprünglich ebenfalls einen weiten, unscharf begrenzten Umfang darbot, verengt sich sehr bald zu einem Schlitz, dessen Umfang weit größer als derjenige des Blastoporus ist, und der senkrecht zur Symmetrieebene gestellt ist (Fig. 44, Taf. IV).

Das Bild, welches ein Sagittalschnitt durch ein derartiges, eben beschriebenes Stadium gewährt, ist ein sehr eigenthümliches. Wir sehen in Fig. 66 auf Taf. VI fast den ganzen Raum des äußerlich abgerundeten, ovalen Keimes von zwei tiefen Einstülpungen eingenommen, von denen die eine die Mitteldarmanlage, die andere die Schalendrüsenanlage darstellt. Namentlich letztere nimmt einen sehr weiten Raum ein, da sie sich seitlich sehr stark verbreitert und so die

Mitteldarmanlage auf der Hinterseite ganz umschließt. Ein kleiner Theil des Innenraumes wird ferner noch eingenommen von den Mutterzellen des Mesenchymmuskelgewebes, im Wesentlichen dargestellt durch Abkömmlinge des zweiten Somatoblasten; ich will hier auf diesen Organkomplex im Einzelnen nicht eingehen, da ich später in einem besonderen Kapitel ihn und seine Bildung ausführlich behandeln werde.

Die weitere Ausbildung von Mitteldarm und Schalendrüse ist es vorzugsweise, welche im Folgenden von Einfluss auf die Gestaltung des Keimes ist. Der Mitteldarm wird unter Verschiebung des Blastoporus nach vorn durch Verschluss desselben nach außen abgeschlossen, die Schalendrüseneinstülpung beginnt einen rückläufigen Ausstülpungsprocess durchzumachen. Beide Vorgänge vollziehen sich gleichzeitig. In demselben Maße, wie die Schalendrüse ihren Raum im Inneren der Furchungshöhle aufgiebt, nimmt das Darmsäckchen von demselben Besitz. Äußerlich am bemerkenswerthesten ist die Verschiebung des Blastoporus. Dieselbe hat zwei Ursachen, einmal die eben erwähnte Ausstülpung der Schalendrüse und dann das immense Wachsthum des oben als Derivate des ersten Somatoblasten (*x*) beschriebenen Zellkomplexes. Um uns dasselbe zu veranschaulichen mache ich auf die Figg. 38, 39, 41, 43 und 44 auf Taf. IV aufmerksam. Klar prägt sich in dieser Serie aus, wie das Umwachsen des zweiten Somatoblasten in erster Linie das Werk dieses Zellkomplexes ist, wie ferner die Ausdehnung eben desselben Komplexes den Zwischenraum zwischen dem oberen Rand der Schalendrüse und dem Blastoporus stetig vergrößern muss (Fig. 41, 43), wie ferner, da die Lage dieses oberen Schalendrüsenrandes an der hinteren, oberen Körperwandung, unmittelbar unter dem Velum scharf fixirt ist, diese Verschiebung in der Richtung von hinten nach vorn fortschreiten muss. Von einem Verschlusse einer Rinne kann man hierbei nicht eigentlich reden, da eine solche höchstens in den ersten Phasen in schwacher Ausbildung besteht, es ist vielmehr ein wirkliches Vorwärtsschieben, und dieses wird nun noch von einem wesentlichen Faktor unterstützt, der Ausstülpung der Schalendrüse. Dieselbe beginnt auf dem Stadium von Fig. 67 auf Taf. VI und besteht im Wesentlichen zunächst aus dem Ausrollen der ventralen Seite der Schalendrüseneinstülpung, wobei dann immer mehr die dorsale Wandung in Mitleidenschaft gezogen und nach außen vorgestülpt wird (Fig. 68), bis endlich nur noch an der dorsalwärts am höchsten gelegenen Stelle, ebenda wo früher der erste Somatoblast lag (Figg. 14, 42) und wo etwas später die eigent-

liche Einstülpung erfolgte (Figg. 64, 65), eine schwache Vertiefung erhalten bleibt Fig. 69). Dieselbe bietet, von der Oberfläche aus betrachtet, eine eigenthümlich geschweifte Randlinie dar, über welcher unmittelbar die Velarzellen gelegen sind (Fig. 45). Diese eigenthümliche Linie kommt dadurch zu Stande, dass die beiden seitlichen, oberen Partien der Schalendrüse bei der Ausstülpung hinter den mittleren Partien zurückbleiben, so dass daraus eine nach beiden Seiten hin eingebuchtete Fläche entstehen muss. Mit dem weiteren Vorwärtsschreiten der Ausstülpung verschwinden natürlich diese Verhältnisse wieder, die Schalendrüse besitzt nun eine nach außen schwach vorgewölbte Oberfläche, deren Epithel sich unter Ausscheidung eines feinen Schalenhäutchens abzuflachen beginnt Fig. 70). Wir verlassen hiermit die Schalendrüse, um in der Organbildung bei der Entwicklung der Schale an diese Verhältnisse wieder anzuknüpfen.

Kehren wir also zu unserem Ausgangspunkte zurück, zur Verschiebung des Blastoporus. Dieselbe macht erst Halt, nachdem nahezu die Stelle unmittelbar unter dem vorderen Velarrande erreicht ist, d. h. also etwa in dem Bezirke der zweiten Ektodermgeneration. Gleichzeitig haben sich aber auch an der Mitteldarmeinstülpung selbst wichtige Umwandlungen vollzogen, die wir jetzt näher berücksichtigen müssen. Betrachten wir ein Stadium, wie es etwa Fig. 66 darstellt, d. h. also ein Stadium, das uns eine typische Gastrula repräsentirt, so bemerken wir, dass wir bereits jetzt keine indifferenten, vegetativen Zellen mehr vor uns haben, sondern dass innerhalb derselben eine Sonderung in die beiden Hauptbestandtheile des späteren Mitteldarmtractus eingetreten ist, nämlich in Magen und Darm einerseits und in die Leber andererseits. Die der vorderen Körperwand angelagerten Zellen des Mitteldarmsäckchens zeigen nämlich eine von den hinteren Zellen deutlich unterschiedene Struktur. Das Chromatin ist in feineren Körnchen angehäuft, der Kern erscheint demnach heller und besitzt außerdem meist noch einen großen Nucleolus. Dieser Gegensatz bildet sich immer prägnanter aus (Fig. 67), selbst auf Totalpräparaten sind die fraglichen Zellen mit Leichtigkeit zu erkennen, und haben mich öfter veranlasst, sie fälschlich als an dieser Stelle eingeschobene Mesodermelemente zu deuten. In Fig. 67 liegen sie noch direkt an der Vorderseite des Mitteldarmsäckchens, bald aber erfolgt eine Verschiebung nach beiden Seiten, so dass sie auf den Sagittalschnitten in der Medianebene nur noch selten anzutreffen sind Fig. 69), auf Quer- oder Frontalschnitten dagegen nun in deutlich bilateraler Anordnung hervortreten, genau die Stellen an-

gebend, wo später die mächtigen Lebersäckchen ausgestülpt werden (Fig. 73 auf Taf. VII). Der hintere und seitliche Theil des Mitteldarmsäckchens lässt aus sich Magen und Dünndarm hervorgehen, auch hier werden wir bei der Organogenese wieder anzuknüpfen haben.

Nachzuholen sind endlich noch die ersten Anlagen von Vorder- und Enddarm, da dieselben eng mit der weiteren Ausbildung der Larve verknüpft sind. Wir müssen zu diesem Zwecke nochmals auf die Verhältnisse von Fig. 66 zurückkommen. Die Mitteldarmeinstülpung führt durch einen rundlichen Blastoporus deutlich nach außen. In Fig. 67 haben sich die Ränder des Säckchens bereits eng an einander gelegt, und in Fig. 68, einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, endlich sind sie gänzlich verschmolzen, ohne dass jedoch hierbei eine schwache Grube als letzter Rest gänzlich verloren ginge. Auch bei Unio kommt es nach Lillie nie zu einer direkten Verschmelzung des ektodermalen Randes, so dass die Einstülpungsstelle stets scharf markirt bleibt. Hier, bei Dreissensia, wird dieses Verhalten dadurch noch verschärft, dass sich eine neue Anlage genau an der Stelle des früheren Blastoporus ausbildet, nämlich diejenige des Stomodäums. Ektodermzellen drängen sich, eine regelrechte Vertiefung bildend, gegen das geschlossene Säckchen vor (Fig. 69), aus denen später das Schlundrohr hervorgeht (Fig. 70). Des Genaueren werde ich wieder erst später auf diese Verhältnisse eingehen können, eben so wie auf die Bildung des Enddarmes, der als eine zweite Einstülpung mit dem Mitteldarm in Verbindung tritt. Ich will hier nur so viel davon hervorheben, dass derselbe aus einer zunächst nur schwachen, allmählich aber sich vertiefenden Einstülpung des Ektoderms hervorgeht, die sich eng an den Mitteldarm anlegt und schließlich mit ihm verschmilzt.

Wir haben jetzt successive den größten Theil des Larvenkörpers sich aufbauen sehen, von den äußeren Organkomplexen fehlt uns nur noch ein einziger, bestehend aus Velum und Scheitelplatte. Scharf umgrenzen lässt sich das Velarfeld erst auf verhältnismäßig späten Stadien, aber immer noch früh genug, um Beziehungen zu jüngeren Furchungsstadien aufstellen zu können. Fig. 68 auf Taf. VI zeigt uns das Stadium, wo einzelne stärkere Cilien sowohl den Verlauf des Velarrandes wie die Lage der Scheitelplatte schärfer markiren. Das Auftreten der Cilien giebt uns eine Bestätigung der früheren Orientirung des Keimes, wie bereits auf dem achtzelligen Stadium, so ist auch jetzt der ganze Komplex schief geneigt, am Vorderrande von dem späteren Munde, am Hinterrande von der sich ausstülpenden

Schalendrüse begrenzt. Die Figg. 66—70 erläutern die Ausbildung dieser Verhältnisse, nur die beiden Figg. 66 und 67 erscheinen in ihrer Stellung etwas unsicher und willkürlicher. Diese findet jedoch ihre Begründung einmal in der fest fixirten Lage des oberen Schalendrüsenrandes, und sodann in dem Vergleich mit den sich unmittelbar anschließenden Stadien von Fig. 68 und 69. Auf letzterer hat das Velum bereits Fortschritte in seiner Ausbildung in so fern gemacht, als die Zahl der Wimpern zugenommen hat, ein Process, der in Fig. 70 bedeutend weiter vorgeschritten ist. Auch differenziren sich die Velarzellen jetzt in ihrer inneren Struktur von den übrigen Zellen, in so fern sie an Größe zunehmen und einen vacuoligen Bau erhalten. In dem von den Velarzellen umschriebenen Bezirke macht sich außerdem in der Mitte eine Verdickung bemerkbar, welche einen starken Wimperschopf trägt, die Scheitelplatte (Fig. 70 *sp*), doch davon später mehr.

Um endlich die junge Larve in den Grundzügen ihrer Ausbildung zu vollenden, so sei hier noch darauf hingewiesen, dass ein weiterer starker Wimperschopf unmittelbar hinter der Enddarmanlage auftritt, der postanale Wimperschopf (*pa*), ferner unter dem ventralen Mundrande eine schwach entwickelte Wimperzone, der postorale Wimperschopf (*po*) im Gegensatz zu dem als präoraler Wimperkranz zu bezeichnenden eigentlichen Velum. Wir müssen auf diese Verhältnisse später nochmals des Genaueren zurückkommen, ich kennzeichne sie hier nur in ihren gröberen Zügen.

Ein ungefähres Bild der Larve auf diesem Stadium giebt uns schließlich noch die Totalansicht von Fig. 46 auf Taf. IV. Wir sehen in der Mitte der länglich kegelförmigen Larve den Mund gelegen, oberhalb desselben den dicken Wulst des Velums, und inmitten desselben die Scheitelplatte mit dem Wimperschopf. Die untere Spitze des Körpers endlich läuft aus in den postanalen Wimperschopf.

Die weitere Ausbildung der äußeren Form vollzieht sich unter starker, seitlicher Kompression der ganzen Larve, hervorgerufen durch eine Umwachsung von Seiten des ursprünglich als kleines, dünnes Plättchen der Hinterseite anliegenden Schalenhäutchens, was nunmehr der Larve das typische Aussehen der Molluskentrochophora verleiht (Fig. 47 auf Taf. IV).

III. Die Ausbildung des Mesenchymmuskelgewebes.

In unserer Schilderung des Aufbaues der Larve haben wir die Entstehung der im Inneren zerstreuten Muskel- und Bindegewebszellen

bisher noch kaum berührt, wir wollen dies jetzt in einem besonderen Kapitel nachholen, entsprechend der Wichtigkeit des Gegenstandes.

Wir hatten den zweiten Somatoblasten verlassen, als er, aus insgesammt vier Zellen bestehend sich in die Tiefe zu verlagern begann. Sie stellen einen der wesentlichsten Bestandtheile des späteren Muskelbindegewebes dar.

Doch ehe wir ihre Bedeutung weiter erörtern, müssen wir einen Punkt aus ihrer früheren Entwicklung herausgreifen und wegen seiner besonderen Bedeutung ausführlicher behandeln. Es handelt sich um das Schicksal der beiden kleinen Zellen, welche von *M* nach der ersten Bilateraltheilung abgegeben wurden. Von Unio, wo die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, vermuthet Lillie, dass diese Zellen nachträglich ebenfalls in die Furchungshöhle einwandern, um Mesenchym zu liefern. Ich habe bei Dreissensia nicht den geringsten Anhaltspunkt für eine derartige Annahme gefunden, die fraglichen Zellen schieben sich mitten zwischen die vegetativen Zellen hinein und gehen in ihnen auf, ohne dass sie später noch zu unterscheiden wären. Diese Ansicht findet eine Stütze in den Beobachtungen Stauffacher's an Cyclas. Hier bleibt bei der Abstoßung der beiden Urmesodermzellen die eine Hälfte der Mutterzellen an der Außenseite liegen und liefert Entoderm. Diese außen liegenden Zellen entsprechen genau den kleinen Derivaten *m* von *M*, nur sind sie bei Cyclas bedeutend mächtiger entwickelt. Dass sie freilich nicht allein das gesammte Material zum Aufbau des Mitteldarmes liefern werden, in dieser Annahme muss ich Lillie beistimmen.

Lillie stützt sich bei seiner Vermuthung über das Schicksal der beiden kleinen Zellen vor Allem auf die Beobachtungen Wilson's an Nereis, wonach eine ganze Anzahl derartiger kleiner Derivate von *M* in das Innere verlagert werden, sich mit Pigment erfüllen und einen Theil des splanchnischen Blattes liefern sollen. In einer neueren Publikation erklärt jedoch Wilson selbst diese Darstellung für irrthümlich, die betreffenden Pigmentzellen liefern vielmehr den hinteren Theil der Archenteronwand, an ihrer Bildung haben neben dem zweiten Somatoblasten auch noch die Entoblasten Theil.

Im Übrigen sind diese Verhältnisse bei den Anneliden noch durchaus nicht völlig aufgeklärt, zumal starke Variationen aufzutreten scheinen. Einer der ältesten Beobachter dieser Vorgänge, v. Wistinghausen, leitete aus den fraglichen Zellen als »unteren Urzellen des Rumpfes« den vorderen Theil der Ventralseite ab. Die neueren Beobachter sind in den meisten Fällen nicht völlig über sie ins Klare

gekommen, zumal diese Elemente häufig einen ausgesprochenen rudimentären Charakter aufweisen, so bei Aricia foetida nach Wilson oder bei Amphitrite nach Mead. Wieder bei anderen Polymnia fehlen sie gänzlich oder erreichen die gleiche Größe wie der zweite Somatoblast selbst (Clymenella torquata).

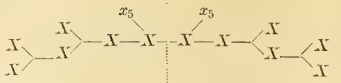
Dass aber zweifellos der zweite Somatoblast nach seiner Bildung durchaus noch nicht reines »Mesoderm« enthält, das tritt wohl nirgends klarer hervor als in den Beobachtungen Conklin's an Crepidula. Zweimal werden nach der ersten Bilateraltheilung von *M* größere Partien in Gestalt umfangreicher Zellen (primary and secondary Enteroblast) an das Entoderm abgegeben, erst dann ist die völlige Sonderung vollzogen. Wie weit wir hier die Homologien ziehen dürfen, ist bis jetzt schwer zu entscheiden, aber so viel ist mit Sicherheit aus Allem zu entnehmen, dass der zweite Somatoblast nach seiner Bildung noch fremde Bestandtheile zu enthalten vermag.

Nach der Deutung der Befunde Blochmann's von Seiten Conklin's scheinen bei Neritina ähnliche Enteroblasten sich zu finden, eben so bei Umbrella (Carazzi), wenn auch Heymons sie als Mesodermzellen in Anspruch nimmt. Bei Aplysia hat schließlich Carazzi in neuester Zeit thatsächlich Enteroblasten nachgewiesen, die in Form kleiner Zellen vom Mesoblast abgestoßen werden.

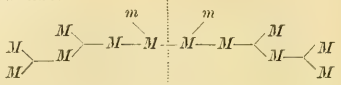
Ähnliche Vorgänge scheinen selbst bei Pulmonaten noch vorzukommen. Während Kofoid und ich bei Limax keine Spur von derartigen Erscheinungen zu konstatiren vermochten, beschreibt Holmes bei Planorbis die Bildung je einer kleineren Zelle von Seiten der beiden Urmesodermzellen. Freilich erfolgt ihre Abschnürung erst nach der Verlagerung ins Innere, ihr Schicksal ist unbekannt.

Was nun den zweiten Somatoblasten als reine Organanlage betrachtet angeht, so ist sein Auftreten außerordentlich weit verbreitet, sowohl unter Mollusken wie Anneliden. Man hat diese Zellen des zweiten Somatoblasten in der Regel als die »Urmesodermzellen« beschrieben und in ihnen die Anlage eines mittleren Blattes gesehen. Verglichen mit dem ersten Somatoblasten ist die Übereinstimmung beider in dem Modus ihrer Ausbildung ganz überraschend. Beide leiten sich von dem Quadranten *D* ab, beide erleiden eine Bilateraltheilung, geben sodann einige kleinere Derivate ab und theilen sich wieder bilateral. Zwei Schemata werden die außerordentliche Übereinstimmung beider noch schärfer hervortreten lassen:

I. Somatoblast:



II. Somatoblast:



Selbst die eigenthümliche Erscheinung, die wir bei späteren Theilungen des ersten Somatoblasten beobachten, dass nämlich beide Hälften in ihrer Theilung zeitlich etwas differiren, findet sich auch bei dem zweiten Somatoblasten. Heymons erwähnt es von Umbrella und Wierzejski von Physa.

Die Sonderung des zweiten Somatoblasten, d. h. also der »Urmesodermzellen«, steht demnach in ihrer Eigenart durchaus nicht ohne Parallele in anderen Zellkomplexen da, nichts berechtigt dazu, sie als ein besonderes Keimblatt den übrigen Furchungszellen entgegenzusetzen. Beide Somatoblasten sind Organanlagen, beide bergen in sich nach ihrer völligen Sonderung ganz bestimmte Organkomplexe, die sie nun zur Entfaltung bringen. Und wie der erste Somatoblast sich, um eben seine organbildende Leistung zu erfüllen, zu einer sackförmigen Einstülpung umformt und sodann, sich wieder ausstülpend, die Schale abscheidet, so drängt sich der zweite Somatoblast in das Innere des Keimes, um daselbst sich auflösend und überall vertheilend zunächst eine Art Stützgewebe zu liefern, dann aber nach den Erfordernissen der Larvenorganisation einerseits Muskeln, andererseits Bindegewebe auszubilden.

Eine bedeutende Stütze würde diese soeben ausgesprochene Annahme erhalten, wenn es gelingen sollte, die bisher als typisch mesodermal aufgefassten Organe, Herz, Niere und Geschlechtsorgane nämlich, auf gesonderte Anlagen, unabhängig von dem zweiten Somatoblasten, zurückzuführen. Wir werden später sehen, dass dies thatsächlich möglich ist, dass also die »Urmesodermzellen« nur Muskel- und Bindegewebe liefern.

Doch kehren wir von unseren theoretischen Erörterungen nochmals zur Beobachtung zurück. Der zweite Somatoblast ist nicht der alleinige Bildner von Muskel- und Bindegewebe, noch andere Zellen betheiligen sich am Aufbau derselben. Wir müssen, um sie kennen zu lernen, auf ziemlich junge Stadien zurückgehen. Ein genaues

Studium einzelner dieser Stadien ergab, dass hier und da kleine Zellen im Inneren des Furchungskeimes auftraten, deren Herkunft leider nicht genau festzustellen war, die aber sicherlich ebenfalls Muskel- und Bindegewebe lieferten. Auf einem noch recht jungen Stadium, wie ich es in Fig. 36 dargestellt habe, fand sich im Inneren des Furchungskeimes eine kleine Zelle (m_y) vor, die ihrer Lage nach nur von einer Ektodermzelle abgeleitet werden kann. Was sicher über ihre Herkunft zu sagen ist, besteht in dem negativen Resultate, dass sie nicht aus dem zweiten Somatoblasten durch Theilung hervorgegangen sein kann, da eine solche mir kaum hätte entgehen können, und da ferner die fragliche Zelle unpaar auf der einen Seite liegt. Was jedoch das Auffallendste ist, diese kleine Zelle scheint durchaus keine konstante Bildung zu sein: auf einer Reihe älterer Stadien ist durchaus nichts von ihr wahrzunehmen, bis plötzlich auf dem in Fig. 40 dargestellten Stadium eine ganz ähnliche Zelle wiederum aufzufinden war, von deren Herkunft ganz das oben Gesagte gilt. Ganz ausgeschlossen ist nach ihrer Lage, dass etwa eines der kleinen Theilprodukte von *M* dieselbe darstelle, sie muss vielmehr Theilen der älteren Ektodermgenerationen entstammen.

Ähnliche Erscheinungen wiederholen sich auf dem Stadium der Gastrulation. So liegt auf dem Sagittalschnitt von Fig. 64 auf Taf. VI über den Entodermzellen eine größere Zelle, die nicht den beiden, paarweise an den Seiten des Keimes gelegenen Zellen des zweiten Somatoblasten angehört, sondern anderer Entstehung sein muss. Ich muss zu ihrer Erklärung noch ein anderes Stadium heranziehen, nämlich das von Fig. 42. Wir sehen hier an der seitlichen Wand des Keimes eine größere Zelle (m_x) liegen, welche zum großen Theile von den umgebenden Zellen überwachsen ist und beträchtlich ins Innere der Furchungshöhle hineinragt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die in Fig. 64 im Inneren angetroffene Zelle einer derartigen Zelle entspricht oder mit ihr identisch ist. Ein Blick auf das Übersichtsbild von Fig. 48 zeigt außerdem, dass die fragliche Zelle der zweiten Ektodermgeneration angehören würde.

Ihr Auftreten im Inneren des Furchungskeimes scheint konstanter zu sein als dasjenige der vorher erwähnten kleineren Zellen. Ich sage scheint, und dieses hinzuzufügen, dazu zwingt mich die außerordentliche Schwierigkeit, ja fast Unmöglichkeit einer völlig sicheren Deutung der betreffenden Zellelemente auf vielen der gewonnenen Präparate, seien es Schnittserien oder Totalansichten. Wir müssen uns vergegenwärtigen, dass das Innere der Stadien, um die es sich

hier handelt, fast völlig von Zellen der verschiedensten Bedeutung und Herkunft angefüllt ist. Da haben wir zunächst die großen Zellen der Schalendrüsenanlage, welche fast die gegenüberliegende Wandung erreichen, sodann die Mitteldarmzellen, deren vordere Elemente durch ihre frühzeitige Specialisirung in Leberzellen scharf von den übrigen abgehoben erscheinen, und endlich die Zellreihen des zweiten Somatoblasten: man wird so verstehen, wie schwer in vielen Fällen die Zugehörigkeit jeder einzelnen Zelle zu einem der betreffenden Komplexe zu bestimmen ist. Dazu kommt noch, dass das Ektoderm zuweilen stark abgeflacht ist, zuweilen aber auch in Folge der sich immer noch abspielenden, intracellulären Exkretionsprocesse ganz zerfetzt und zerschlissen erscheint. Dies zur Begründung des obigen »scheint«.

Aber auch hiermit ist die Auswanderung einzelner Zellen aus dem Epithelverbande zur Bildung von Muskel- und Bindegewebe noch nicht erschöpft. Wenn auch vereinzelt, so finden sich doch selbst auf späteren Stadien noch einzelne Hinweise für ähnliche Vorgänge. Ein derartiges Beispiel führe ich in Fig. 72 auf Taf. VII an. Auf der einen Seite sieht man deutlich eine dunkler gefärbte Zelle (*mz*) aus dem Ektoderm sich ins Innere verlagern, und rings herum liegen einzelne Zellen, die noch dicht an das Ektoderm angelagert sind. Die Zellreihen des zweiten Somatoblasten sind bereits völlig aufgelöst.

Ehe wir über alle diese mannigfachen Erscheinungen ein zusammenfassendes Urtheil abzugeben versuchen, wollen wir dieselben oder ähnliche Vorgänge bei anderen, bisher genauer untersuchten Formen näher betrachten, um in unserem Urtheile einen allgemeineren Standpunkt zu gewinnen.

Alle diese Bildungen wurden in der Regel als »larvaler Mesoblast« dem eigentlichen Mesoblast (*M*) entgegengesetzt. Am auffallendsten ausgeprägt erscheint derselbe bei Unio. Er leitet sich nach Lillie ab von $a_{2.2}$, sinkt nach Abstoßung mehrerer kleinerer Elemente in die Tiefe und theilt sich sodann bilateral.

Sehen wir uns bei anderen Formen um, so finden wir für Cyclas zunächst etwas unsichere Angaben von Ziegler, der es nicht für unwahrscheinlich hält, dass an bestimmten Stellen Mesenchymzellen aus dem Ektoderm austreten können. Etwas ausführlicher sind die Angaben Stauffacher's für dieselbe Muschel. Die von ihm beobachteten kleineren Zellen im Inneren der Furchungshöhle ähneln außerordentlich den kleinen Elementen, die ich auf etwa gleichen Stadien bei Dreissensia fand. Weiter will ich noch bemerken, dass Stauffacher außer diesen kleinen Zellen auf einem älteren Stadium seiner

Fig. 32 auf Taf. XV eine sich in die Furchungshöhle vordrängende Ektodermzelle beschreibt, ohne diesem vereinzelten Vorkommen besondere Bedeutung beizulegen. Sollten wir hier nicht einen der Vorgänge vor uns haben, die ich auch bei Dreissensia auf älteren Stadien beobachtete? Auch Ray Lankester glaubt von Pisidium annehmen zu müssen, dass auswandernde Zellen des Ektoderms Mesoblast liefern.

Endlich finde ich in einer mir nicht zugänglichen Arbeit von Sigerfoos nach dem Referate in den Berichten der Station zu Neapel eine Angabe, wonach bei Pholas zu den Mesoblasten noch ein anderes mesodermales Element vom Ektoblasten kommt.

Auch bei anderen Molluskengruppen ist ein larvaler Mesoblast bereits nachgewiesen. Nachdem schon früher Patten von Patella behauptet hatte, dass zur Zeit der Bildung der Urmesodermzellen kleinere Zellen im Inneren der Furchungshöhle auftreten, deren Herkunft und Schicksal ihm unbekannt blieben und die unregelmäßig aufzutreten schienen, hat Conklin ganz neuerdings dieselben bei Crepidula schärfer zu präcisiren vermocht. Er leitet den »larvalen Mesoblast« aus einer radiären Anlage ab, nämlich aus drei der zweiten Ektodermgeneration angehörenden Quadranten, a_2, b_2, c_2. Sie bilden zerstreute Mesodermzellen und sollen die Myocyten von Fuß, Kopfblase und Velum liefern. Ferner ist es Wierzejski bei Physa gelungen, einen ähnlichen »sekundären Mesoblasten« bis auf das 24zellige Stadium zurückzuverfolgen; es entstammt jedoch hier nicht der zweiten Generation, sondern der dritten, und zwar den Quadranten b_3 und c_3. Dieselben verlagern sich nach der Abgabe von je drei Ektodermzellen ins Innere, um den vorderen Theil der Mesodermstreifen zu bilden. Über ihre Beziehungen zu späteren Organen ließ sich nichts feststellen.

Diese Erscheinung, dass mehrere Ektodermgenerationen an der Bildung des Mesoblasten betheiligt sind, findet sich jedoch nicht ausschließlich bei den Mollusken, sondern auch bei Anneliden. Neuerdings gelang es Wilson, eine derartige, vom zweiten Somatoblasten unabhängige Anlage für Aricia wahrscheinlich zu machen. Ganz eigenthümlich liegen jedoch die Verhältnisse des Mesoblasts bei Capitella nach Eisig. Der eigentliche Mesoblast, der später zur Bildung der Mesodermstreifen verwandt wird, entsteht hier nicht aus dem zweiten Somatoblasten, sondern aus den Zellen $c_{3\cdot1}$ und $d_{3\cdot1}$, also aus der dritten Generation (Cölomseoblastanlagen), der zweite Somatoblast liefert dagegen nur zum kleineren Theil larvalen Mesoblast (Pädomesoblastanlagen), während seine Hauptmasse in der Bildung der Bauchplatte aufgeht.

Was lehren uns nun alle diese Erscheinungen? Sie zeigen uns, dass neben dem zweiten Somatoblasten (d. h. also der »Urmesodermzelle«) entschieden noch andere Elemente an dem Aufbau des Mesenchymmuskelgewebes betheiligt sind. Ausnahmslos entstammen dieselben der zweiten oder dritten Ektodermgeneration. Nun wissen wir aus den Beobachtungen Lang's und Wilson's an Polycladen, dass dort die zweite und dritte Generation neben Theilen des Ektoderms allein das Mesoderm liefern, während ein dem zweiten Somatoblasten entsprechendes Gebilde völlig fehlt. Es liegt nahe, diese Verhältnisse direkt mit denen der Mollusken und Anneliden in Beziehung zu bringen, wie es Wilson bereits gethan hat. Es würden demnach die obigen Erscheinungen als die letzten Spuren eines den Turbellarien sich nähernden Entwicklungsmodus anzusehen sein, der dadurch verdrängt wurde, dass ein anderer Zellenkomplex, eben die hintere Zelle der vierten Generation (d_4), die Aufgabe der zweiten und dritten übernahm, immer mehr dabei das Bestreben zeigend, die ganze Anlage in sich zu vereinigen. Bei Limax scheint dies thatsächlich erreicht zu sein, denn weder Kofoid noch ich vermochten eine andere Mesenchymanlage neben dem zweiten Somatoblasten aufzufinden, und ähnlich verhalten sich die Opisthobranchier.

Im Gegensatz hierzu zeigen die niederen Mollusken die Erscheinung, dass der zweite Somatoblast noch eine weniger scharfe oder doch wenigstens verhältnismäßig späte Sonderung erlangt hat. Das erstere Verhalten finden wir, wenigstens nach den bisherigen Untersuchungen bei Patella und Dentalium, das letzte bei Chiton, für den Heath erst in neuester Zeit den Beweis erbracht hat, dass die Makromere *D* auch hier in ihrer vierten Generation eine Urmesodermzelle liefert, aber erst auf dem 72zelligen Stadium. Die erste Bilateraltheilung erfolgt auf dem 133- bis 149zelligen Stadium.

Endlich sei noch auf die eigenthümliche Sonderstellung hingewiesen, die Paludina nach den Beobachtungen von Tönniges einnimmt. Das Mesoderm entsteht hier durch eine Auswanderung von Ektodermzellen längs der Verschlussstelle des Blastoporus und löst sich bald in eine lose Masse auf. Auch bei anderen Formen scheinen derartige Vorgänge aufzutreten, ich erwähne nur Fusus, Natica und Vermetus. Es ist recht schwierig zur Zeit anzugeben, ob dieser Process ein primitives Verhalten darstellt, d. h. ob der zweite Somatoblast überhaupt noch nicht ausgebildet worden ist, oder ob er eine sekundäre Erscheinung ist, indem wieder eine Auflösung derselben stattgefunden hat. Die Angriffe Carazzi's gegenüber den Beobachtungen von

Tönniges halte ich durch die angeführten Gründe durchaus nicht für genügend gerechtfertigt.

IV. Der Aufbau der Larve von Dreissensia im Vergleich mit der Entwicklung der übrigen Mollusken, der Anneliden, Turbellarien und Räderthiere.

Wir haben im Vorhergehenden geschildert, wie aus dem einfachen, ungefurchten Ei durch eine Reihe mannigfacher Processe der komplicirte Organismus der jungen Trochophoralarve hervorgegangen ist. Alle diese Processe verliefen in einer ganz bestimmten Regelmäßigkeit, unsere weitere Frage ist nun die, in wie weit sich verwandte Formen eben diesem gefundenen Schema anfügen, und in wie weit entferntere und immer entferntere Gruppen dasselbe in ihrer Entwicklung modificirt erscheinen lassen. Mit den marinen Lamellibranchiaten also beginnend, werden wir von diesen auf unsere Süßwassermuscheln übergehen, an diese die Gastropoden und die primitiven Molluskenformen anschließen. Weiter entfernen wir uns schon, wenn wir sodann den Anneliden uns zuwenden, wo die Verbindungsfäden noch immer zahlreich hinüber und herüber laufen, fast ins Dunkle hinein begeben wir uns aber, wenn wir die Turbellarien in Angriff nehmen, und mit den Rotatorien dürften wir die äußerste Zulässigkeit und Möglichkeit eines Vergleiches erreicht haben.

1. Mollusken.

Unter den Mollusken haben wir zunächst als die nächsten Verwandten die marinen Lamellibranchier anzusehen, und demgemäß beginnen wir mit ihnen unsere Betrachtung. Leider lassen alle bisherigen Untersuchungen einen allzu tief gehenden Vergleich, wenigstens betreffs der Zellfolge, noch nicht zu, theils sind die Beobachtungen unzureichend, theils auf irrthümlichen Deutungen der einzelnen Zellen basirt.

Von den älteren Untersuchungen, die ich zum Theil völlig übergehe, wie diejenige von Barrois über Mytilus edulis und andere, sind unstreitig die weitaus werthvollsten diejenigen Lovén's. Aber auch für sie gilt das oben Gesagte, ein näherer Vergleich würde fruchtlos sein, nur einzelne markante Stadien lassen sich herauslesen. Die ganz jungen Stadien lassen sich leicht identificiren, eben so tritt auf vielen der älteren Stadien der erste Somatoblast deutlich hervor, hier und da lässt sich auch die Abschnürung des einen oder anderen seiner kleineren Derivate erkennen.

Einen etwas schärferen Vergleich lässt erst die Entwicklung von Teredo, wie sie von HATSCHEK geschildert wurde, zu. Aber schon von den allerersten Stadien an befindet sich Teredo nach HATSCHEK's Darstellung im Widerspruch mit Dreissensia. So soll das zweizellige Stadium mit seiner Längsachse genau in der späteren Sagittalebene liegen, während es bei Dreissensia in schiefem Winkel dazu geneigt ist. Sodann soll die größere Zelle successive eine ganze Reihe von Mikromeren abschnüren. Mit Rücksicht auf die immer wieder hervortretende Ähnlichkeit einzelner Stadien mit den entsprechenden von Dreissensia muss ich annehmen, dass die Furchung hier ganz demselben Typus folgt, wie er von LILLIE für Unio zuerst genau präcisirt wurde, und wie ich ihn bei Dreissensia wiederfand. Ich halte mich desshalb für berechtigt, in der Deutung der Beobachtungen HATSCHEK's, die für ihre Zeit durchaus auf der Höhe standen, einige Berichtigungen vornehmen zu dürfen, wie sie der Fortschritt der Wissenschaften stets im Gefolge haben wird. Die große Zelle ist keine Entodermzelle, sondern der I. Somatoblast, die Umwachsung von Seiten der Ektodermzellen nur eine scheinbare. Was seine beiden Urmesodermzellen betrifft, so mögen sie auf den späteren Stadien wohl den entsprechenden Gebilden des zweiten Somatoblasten von Dreissensia gleich zu setzen sein, auf den jüngeren haben sich sicherlich öfter Verwechslungen mit anliegenden Zellen eingeschlichen. Auch die Achsen des Kernes sind, auf Obigem basirend, falsch gezogen, die Verschiebungen zwischen animalem und vegetativem Pole sind HATSCHEK entgangen, seine »ventrale Seite« ist die hintere, und umgekehrt die hintere in Wirklichkeit die ventrale, seine »dorsale Seite« ist die vordere, und umgekehrt wieder letztere die dorsale. Die Bildung des Mitteldarmes durch die Gastraleinstülpung wird von ihm überhaupt nicht geschildert, das junge Stadium seiner Fig. 14 stellt wahrscheinlich die Gastrula dar, die große »Entodermzelle« im Inneren muss dann mit der Schalendrüseneinstülpung in Verbindung stehen, oder stellt dieselbe selbst zum größten Theile dar. Auf Fig. 16 und 17 scheint mir eher der Process der Wiederausstülpung der Schalendrüse dargestellt zu sein als ihre Einstülpung. Das in Fig. 18 erreichte Stadium gleicht dann im Wesentlichen dem entsprechenden von Dreissensia, nur die Darstellung der Mesodermverhältnisse erscheint mir etwas stark schematisirt. Bei Dreissensia ist von einer derartigen regelmäßigen Anordnung der Derivate des zweiten Somatoblasten nichts mehr wahrzunehmen, sondern Muskel- und Mesenchymgewebe beginnt sich bereits zu sondern.

Ich breche hier den Vergleich mit Teredo ab, um an dieser Stelle bei der Organbildung wieder anzuknüpfen. Die mancherlei Verschiedenheiten, die ich oben hervorgehoben habe, glaube ich direkt auf irrthümliche Beobachtung und Deutung zurückführen zu müssen, und so eine weitgehende Übereinstimmung beider Formen annehmen zu dürfen, zumal die Ähnlichkeit auf einzelnen Stadien stets wieder durchblickt und namentlich auch das Endprodukt ein so außerordentlich ähnliches ist. Und endlich giebt Sigerfoos auch von Pholas truncata an, dass das 16- und 17zellige Stadium völlig dem von Lillie bei Unio beschriebenen gleiche.

In dieser kritischen Beurtheilung der Befunde Hatschek's werde ich noch bestärkt durch die frappante Ähnlichkeit, welche Ostrea auf gewissen Stadien mit Dreissensia aufweist. Es handelt sich um die Untersuchungen von Horst. Von der Furchung freilich ist auch hier nur wenig zu sagen, er bildet deutlich den ersten Somatoblast ab, hält ihn freilich ebenfalls irrthümlich für die Mutterzelle von Entoderm und Mesoderm. Sehr genau sind dagegen von ihm die Ausbildung von Mitteldarm und Schalendrüse dargestellt worden. Seine Abbildungen lassen unverkennbar eine weitgehende Übereinstimmung mit Dreissensia hervortreten, wofern an denselben wieder einige Korrekturen vorgenommen werden. Es handelt sich diesmal um eine direkte Verwechslung von Mitteldarm- und Schalendrüsenanlage. Entschieden ist auf seiner Fig. 8 die mit *o* bezeichnete Einstülpung nicht die Gastraleinstülpung, sondern die Schalendrüsenanlage, und das Umgekehrte gilt von der durch *sk* gekennzeichneten Vertiefung. Die Schalendrüsenanlage ist durch ihre großen Zellen ganz unverkennbar, und nach dieser Korrektur ist die erwähnte Zeichnung völlig identisch mit meiner Fig. 64 auf Taf. VI. Schwieriger ist auf seinen Figg. 10 und 12 zu entscheiden, was wirklich Mitteldarm- und was Schalendrüsenanlage ist, da die histologischen Details nicht hervorgehoben sind, trotzdem glaube ich in Fig. 12 wieder *d* (Darm) mit *sk* (Schalendrüse) vertauschen zu müssen, in Folge des bedeutenderen Umfanges der Schalendrüse auf diesen Stadien. Eine Reihe von Zwischenstufen fehlt endlich, bis das in Fig. 13 dargestellte Stadium erreicht wird, demgemäß lässt Horst direkt aus dem Blastoporus den Mund hervorgehen, ohne dass es vorher zu einem Verschlusse käme. Wir haben hiermit das gleiche Stadium erreicht, bei dem wir bei Teredo abbrachen, wir werden also ebenfalls an dasselbe später wieder anknüpfen.

Weit mehr ins Einzelne hinein, als es bei den marinen Lamelli-

branchiern der Fall war, lässt sich ein Vergleich mit den Unioniden durchführen, Dank der genauen Untersuchungen Lillie's. Da seine Arbeit alle früheren zusammenfassend berichtigt und endlich völlige Klarheit in diese so oft untersuchten Vorgänge gebracht hatte, so brauche ich mich in eine Diskussion der früheren diesbezüglichen Abhandlungen nicht mehr einzulassen, wenigstens was die jüngeren Entwicklungsstadien angeht, bei der Organbildung werden wir auch sie in weitgehendem Maße zu berücksichtigen haben.

Dreissensia gleicht Unio völlig darin, dass die Furchung außerordentlich unregelmäßig verläuft, in keinem Quartett theilen sich sämmtliche Quadranten gleichzeitig. Bei Dreissensia hat die Furchung noch nicht ganz das Extrem erreicht, welches Unio aufweist, so theilt sich das zweizellige Stadium in der Regel noch gleichzeitig, oder auf dem Übergang vom fünf- zu dem achtzelligen Stadium *A*. *B* und *C* ebenfalls gleichzeitig. Im Übrigen gilt aber als Regel, dass *D* vorauseilt, sodann die beiden Seiten sich anschließen und endlich *B* als letzte Zelle in der Theilung folgt. Der Typus der Furchung lässt also bei beiden Formen ein durchaus gleiches Verhalten erkennen, völlig verschieden bei beiden ist aber die Art und Weise, wie derselbe in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Bildung einzelner Komplexe verfährt.

Um kurz den Hauptunterschied in der Entwicklung beider Formen hervorzuheben, so handelt es sich um ein starkes Überwiegen der ersten Ektodermgeneration bei Dreissensia gegenüber einem gleichen Verhalten der zweiten Generation bei Unio. Diese Verschiedenheit ist zurückzuführen auf die tiefgreifenden Veränderungen, welche die Larve von Unio gegenüber der Trochophoralarve erlitten hat, sie ist eine direkte Folge dieser ursprünglich auf weit späteren Stadien vollzogenen Veränderungen. Begründen wir diesen Satz nun im Einzelnen.

Schon auf dem Übergange vom neun- zum sechzehnzelligen Stadium tritt ein Überwiegen des unteren Poles gegenüber dem oberen bei Unio hervor, indem die vegetativen Zellen sich zuerst theilen, bei Dreissensia verhalten sie sich, zum wenigsten in der Mehrzahl der Fälle, umgekehrt. Noch mehr tritt dieses verschiedene Verhalten auf den nächsten Stadien hervor. Bis zum 26zelligen Stadium sehen wir bei Dreissensia die acht Zellen der ersten Ektodermgeneration bereits vollständig wieder getheilt, bei Unio beginnen dieselben ihre neue Theilung nach dem 27zelligen Stadium und vollenden dieselbe erst auf dem 45zelligen Stadium, wo bei Dreissensia sich ihre Zahl

bereits auf 25 vermehrt hat. Zum Ausgleiche besitzen dagegen die Zellen der zweiten Ektodermgeneration bei Unio ein Übergewicht gegenüber Dreissensia. Dieselben bestehen bei ersterer Muschel auf dem 38zelligen Stadium bereits aus zwölf Zellen, einschließlich des larvalen Mesoblasts und ausschließlich des ersten Somatoblasten, bei Dreissensia dagegen erst aus vier Zellen, ebenfalls ausschließlich des ersten Somatoblasten. Die Theilungen dieser zweiten Generation erfolgen bei Unio verhältnismäßig regelmäßig auf einander, bei Dreissensia weisen sie den unregelmäßigsten Verlauf aller Theilungskomplexe auf. Die erste Neutheilung (von c_2 findet statt nach dem 27zelligen Stadium, die zweite und dritte (a_2 und b_2) erst nach dem 42zelligen Stadium, bei Unio theilen sie sich gleichmäßig nach dem 18zelligen Stadium. Eine einfache Tabelle mag uns das eben Erläuterte nochmals klar vor Augen führen. Es besitzen auf dem 46zelligen Stadium von der:

	Dreissensia	Unio
I. Ektodermgeneration	25	16
II. Ektodermgeneration	6	10+2 (larv. Mesobl.)
I. Somatoblast	6	7
III. Ektodermgeneration	4	5
II. Somatoblast	1	2
Vegetative Zellen	4	4
	46	46

Dieses verschiedene Verhalten der beiden ersten Ektodermgenerationen übt naturgemäß seinen Einfluss auch auf die zeitliche Folge der übrigen Theilungskomplexe aus, derart, dass z. B. die erste Bilateraltheilung des ersten Somatoblasten bei Unio auf weit jüngeren Stadien sich vollzieht als bei Dreissensia, oder dass der zweite Somatoblast *M* bei Unio sich bereits nach dem 27zelligen Stadium ausbildet, bei Dreissensia erst nach dem 42zelligen. Diese Unterschiede haben an sich keine Bedeutung, es sind nur die unmittelbaren Folgen des verschiedenen Verhaltens der Ektodermgenerationen. Denn im Übrigen stimmen die Theilungen der beiden Somatoblasten völlig bei beiden Formen mit einander überein, hier wie dort erfolgt vom ersten Somatoblast zunächst das Abstoßen vier kleinerer Derivate in ganz entsprechenden Richtungen, dann die Bilateraltheilung, und nach derselben die erneute Abschnürung von $x_{1,1}$, worauf wieder Bilateraltheilungen folgen. Und selbst die Eigenthümlichkeit, dass bei der zweiten Bilateraltheilung rechte und linke Seite sich nicht ganz gleichzeitig theilen, findet sich bei Unio, wiederholt sich aber bei Dreissensia auch noch bei der dritten Bilateraltheilung. Das Schema der Theilungen des

ersten Somatoblasten, welches Lillie für Unio angegeben hat, gilt völlig auch für Dreissensia.

Auch das Verhalten des zweiten Somatoblasten zeigt volle Übereinstimmung bei beiden Formen, er ist in einem besonderen Kapitel bereits früher behandelt worden.

Bildung von Mitteldarm und Schalendrüse vollziehen sich bei Unio in ähnlicher Weise wie bei Dreissensia. Mit der mächtigen Ausbildung der Schalendrüse kontrastirt bei Unio scharf die wenig umfangreiche Anlage des Darmes. Der ursprünglich weite Blastoporus verschließt sich ebenfalls unter einer Verschiebung von hinten nach vorn. Lillie führt diese Verschiebung allein auf eine starke Ausdehnung der Ventralplatte zurück, ich habe oben dargelegt, dass die Ausstülpung der Schalendrüse diese Verschiebungen nicht unwesentlich unterstützt.

Wiederum brechen wir hier mit dem Vergleiche ab, um später an diese Stelle wieder anzuknüpfen.

Unter den Lamellibranchiern bleiben uns endlich noch die Cycladiden zu betrachten übrig. Von Pisidium ist aus den älteren Arbeiten betreffs Einzelheiten wenig oder nichts zu ersehen, genauer untersucht ist dagegen Cyclas. Die älteren Arbeiten über diese Muschel kann ich übergehen, von den neueren hat Ziegler mehr der Organogenese seine Aufmerksamkeit zugewandt, Stauffacher dagegen die Furchung ins Einzelne hinein verfolgt. Sehr auffallend ist, dass hier nach seiner Darstellung ein anderer Furchungstypus auftritt, als bei sämmtlichen bisher betrachteten und auch noch zu betrachtenden Mollusken. Bisher verlief bei aller Unregelmäßigkeit der Furchungsmodus stets derart, dass die Vermehrung der Furchungskugeln sich nach der Reihe 2 . . . 4 . . . 8 . . . 16 . . . 32 etc. vollzog. Vier vegetative Zellen bildeten stets die Grundlage der späteren Mitteldarmeinstülpung, hier vertritt ihre Stelle nur eine einzige, sehr große Zelle, welche successive eine Reihe von Mikromeren abgiebt, die sich sodann nach ihrer Abschnürung von Neuem theilen. Ein erster Somatoblast ist nicht entwickelt, also eine ganze Anzahl tiefgreifender Unterschiede. Diese Unterschiede lassen sich kurz in zwei Schemata bringen, wobei die

stärker gezogenen Linien die vegetativen Zellen bezeichnen, die schwächeren die Ektodermzellen.

Dreissensia:

Cyclas:

Bildung von Schalendrüse und Mitteldarm gewinnen auf späteren Stadien wieder mehr Ähnlichkeit mit den entsprechenden Stadien der übrigen Lamellibranchiaten. Der langgestreckte Blastoporus verengt sich nach Ziegler und schnürt sich schließlich völlig ab, ähnlich wie bei Pisidium nach Ray Lankester, immer bleibt aber die Darmanlage eng dem Ektoderm anliegend.

Als zweite, weil am genauesten untersuchte Klasse, wählen wir zum Vergleiche die Gastropoden und unter diesen speciell zunächst die Prosobranchier.

Um den Vergleich möglichst übersichtlich durchführen zu können, greife ich die am genauesten untersuchte Form heraus, Crepidula (Conklin), die älteren Arbeiten nur gelegentlich vergleichsweise heranziehend.

Die Furchung der Prosobranchier unterscheidet sich von derjeni-

gen der Lamellibranchiaten vor Allem durch ihre Regelmäßigkeit, jedes Quartett lässt seine Quadranten völlig oder nahezu völlig gleichzeitig theilen. Alle vier Makromeren, die sich meist durch besondere Größe und Dotterreichthum auszeichnen, sind gleich groß, im Übrigen entsprechen sich zunächst 4, 8 und 16zelliges Stadium völlig. Ein wichtiger Unterschied tritt aber doch schon auf diesen Stadien auf, die Bildung des ersten Somatoblasten unterbleibt, die entsprechende Zelle zeigt nichts Außergewöhnliches, weder in Lage noch in Größe. Höchstens lassen sich einzelne Derivate von d_2 mit denen des ersten Somatoblasten vergleichen, wie es Conklin versucht, später finden sich an der entsprechenden Stelle einige mehr oder weniger regelmäßige Zellreihen, die Fuß und Schalendrüse den Ursprung geben. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass alle drei Ektodermgenerationen sich ziemlich gleichmäßig weiter theilen, ohne zunächst die eine oder die andere besonders zu bevorzugen. Ein Vergleich des 52zelligen Stadiums von Crepidula mit dem 54zelligen von Dreissensia wird uns dies klar zeigen.

	Crepidula	Dreissensia
I. Ektodermgeneration	15	29
II. Ektodermgeneration	16	7 + 8 (I. Somatoblast)
III. Ektodermgeneration	8	4
IV. Generation (Mesobl. + Ent.)	9	2
Vegetative Zellen	4	4
	52	54

Aber bald macht sich sehr stark ein Überwiegen der zweiten Ektodermgeneration geltend. So besitzt auf dem 88zelligen Stadium Crepidula nur 23 Zellen der ersten Ektodermgeneration, dagegen 32 der zweiten Ektodermgeneration, und dies hat seinen Grund darin, dass bei Crepidula der Hauptbestandtheil des Velums von der zweiten Generation geliefert wird. Von der ersten treten nur die turret-cells in die Bildung des Velums ein, oder doch wenigstens zum Theil, es sind die Zellen $a_{1\cdot 1}$ bis $d_{1\cdot 1}$, die Hauptmasse aber liefert die zweite Generation und möglicherweise selbst noch Theile der dritten. Hierdurch ist ein charakteristischer Unterschied gegen Dreissensia gewonnen, wo gerade die Zellengenerationen, denen auch die turret-cells der Prosobranchier angehören, die Hauptmasse des Velums bilden. Die weiteren Theilungen der Zellen des animalen Poles mit denen von Dreissensia vergleichen zu wollen, würde ein fruchtloses Unternehmen sein, da die eigenthümlichen regelmäßigen Bildungen, zu denen sich

die Zellen der ersten Generationen anordnen, bei Dreissensia nicht hervortreten. Diese sog. Kreuzarme finden sich bei fast allen Gastropoden, bei Chiton, bei Prosobranchiern, Opisthobranchiern und Pulmonaten, und weiterhin auch bei den Anneliden, ohne dass jedoch die ähnlichen Bildungen überall und in allen Gruppen einander völlig homolog wären.

Die Furchung der Opisthobranchier, bei denen ich mich im Wesentlichen an die Umbrella-Entwicklung von Heymons und die Aplysia-Entwicklung von Carazzi halte, schließt sich außerordentlich eng an die der Prosobranchier an. Sie zeichnet sich ebenfalls durch eine sehr weitgehende Regelmäßigkeit aus, die drei Ektodermgenerationen folgen unmittelbar in ihrer Bildung (bei Aplysia und Thetys fimbriata greift die Theilung der zweiten Generation in die Bildung der dritten hinein) auf einander, um sich dann eben so gleichmäßig weiter zu theilen, bis dann bei der zweiten Theilung die zweite das Übergewicht gewinnt und den übrigen vorauseilt, ganz wie bei Crepidula. Eine Tabelle wird uns dieses wieder erläutern, indem ich das 55zellige Stadium von Umbrella und Aplysia mit dem 54zelligen von Dreissensia vergleiche.

	Dreissensia	Umbrella	Aplysia
I. Ektodermgeneration	29	12	12
II. Ektodermgeneration	15 (7 + 8)	24	24
III. Ektodermgeneration	4	10	10
IV. Generation (Mesobl. + Ent.)	2	5 (2 + 3)	5 (2 + 3
Vegetative Zellen	4	4	4
	54	55	55

Der erste Somatoblast fehlt ebenfalls, die Zelle d_2 ist in nichts von dem übrigen Quadranten der zweiten Generation verschieden. Dass auch hier am animalen Pole regelmäßig geformte Felder auftreten, erwähnte ich schon, sie näher zu diskutiren, ist für uns bedeutungslos.

Es bleiben uns endlich von den Gastropoden noch die Pulmonaten zu betrachten übrig. Am eingehendsten sind wir über diese Gruppe in einem vorläufigen Berichte von Holmes über Planorbis trivolvis unterrichtet. Enger Anschluss an die Prosobranchier lässt sich auch hier sofort wahrnehmen, bestehend in sehr gleichmäßiger, regelmäßiger Theilung aller drei Ektodermgenerationen. Ein bemerkens-

werther Charakterzug der Furchung von Planorbis ist das frühe Hervortreten der Trochoblasten $a_{1\cdot1}$ bis $d_{1\cdot1}$, also der turret-cells von Crepidula. In der Theilung eilt sodann die zweite Generation der ersten etwas voraus, wird jedoch bald von der ersten im Wesentlichen in Folge der frühen Theilung der turret-cells wieder eingeholt, so dass so große Differenzen, wie bei Crepidula, nicht auftreten. Trotzdem liefert aber auch hier die zweite Ektodermgeneration, bis auf die oben erwähnten Trochoblasten $_{1\cdot1}$, vollständig das Velum. Die dritte Generation bleibt von seiner Bildung ganz ausgeschlossen. Auch Planorbis lässt auf späteren Stadien am animalen Pol die Kreuzarme hervortreten und zeigt darin wiederum ihre Übereinstimmung mit den Prosobranchiern, welche am klarsten in einer Tabelle ihren Ausdruck finden:

	Planorbis	Crepidula	Dreissensia
I. Ektodermgeneration	16	15	25
II. Ektodermgeneration	16	16	15
III. Ektodermgeneration	8	8	4
IV. Generation (Mesobl. + Ent.)	3 + 2 (M.)	6	1 (M.)
Vegetative Zellen	4	4	4
	49	49	49

Ein erster Somatoblast fehlt ebenfalls.

Eng an Planorbis schließt sich Limax an, die völlige Unterdrückung des Velums hat hier die Gleichmäßigkeit der Furchung nicht beeinträchtigt, das 48zellige Stadium setzt sich aus genau den gleichen Zellen zusammen wie bei Planorbis.

Kurz erwähnen will ich schließlich von den Gastropoden noch die Pteropoden und Heteropoden. Die Untersuchungen sind hier entsprechend den Anforderungen der Jetztzeit noch wenig vorgeschritten, so dass ein ins Einzelne gehender Vergleich zunächst noch unmöglich ist. Neben den älteren Arbeiten Fol's haben wir eine neuere Untersuchung von Knipowitsch über Clione, dieselbe beschränkt sich aber fast ganz auf Gastrulation und Mesodermbildung. In neuester Zeit endlich hat Carazzi einige kurze Mittheilungen über die Entwicklung von Pneumodermon gegeben, wonach sich die Furchung der Pteropoden sehr stark derjenigen der Opisthobranchier anschließt.

Indem wir uns nun den primitiveren Mollusken zuwenden, wollen wir zunächst Chiton ins Auge fassen. Die ältere Darstellung von

Kowalewsky ist zu einem näheren Vergleiche nicht ausreichend, es scheint nur so viel daraus hervorzugehen, dass der Prototroch aus der zweiten Hälfte der ersten Ektodermgeneration seine Entstehung nimmt. Genauer sind die Untersuchungen Metcalf's, es kommt nach demselben ebenfalls zur Ausbildung der charakteristischen Rosetten und Kreuze, doch ist auch von ihm Herkunft und Schicksal der einzelnen Komplexe noch nicht genügend festgestellt. Erst Heath verdanken wir in neuester Zeit eine genaue Feststellung der Zellfolge von Ischnochiton. Im Großen und Ganzen spricht sich darin eine bedeutende Übereinstimmung mit den Prosobranchiern aus. Das Velum wird zum größeren Theile aus Zellen der ersten Ektodermgeneration ($a_{1\cdot1}$ und $a_{1\cdot2\cdot2}$) geliefert, dazu treten aber noch einzelne Komplexe der zweiten Generation. Der erste Somatoblast tritt eben so wenig wie bei den Prosobranchiern schärfer abgegrenzt hervor, sehr scharf dagegen die Kreuzbildungen des animalen Poles.

Nähert sich Chiton mehr dem Gastropodentypus, so zeigen die Solenogastren (Dondersia nach den Untersuchungen Pruvot's mehr den Furchungstypus der Lamellibranchiaten, wenigstens auf den jüngeren Stadien. Das vierzellige Stadium besteht aus einer großen und drei kleineren Zellen, das achtzellige geht aus der Theilung dieser vier hervor und besteht also aus sieben kleinen und einer großen Zelle. So weit reicht die Übereinstimmung, nun soll sich die große Zelle in zwei gleich große Hälften theilen und das Entoderm darstellen, während die übrigen Zellen sich normal weiter theilen. Eine Invaginationsgastrula führt sodann den Furchungskeim in die Larve über, von der später noch die Rede sein wird.

Nicht minder dürftig sind die Angaben über die Furchung von Dentalium. Ein vierzelliges Stadium tritt auf, welches dem der Lamellibranchiaten gleicht, auch einzelne spätere Stadien erinnern an dieselben, aber im Einzelnen ist das Schicksal der verschiedenen Zellkomplexe noch viel zu wenig aufgeklärt.

2. Anneliden.

Gegenüber dem abweichenden Verhalten von Gastropoden und Lamellibranchiaten sind um so auffallender die Beziehungen zwischen letzteren und den Anneliden. Der Gefahr einer Überschätzung von Ähnlichkeiten in Rücksicht auf phylogenetische Spekulationen wohl bewusst, ist es mir dennoch ganz undenkbar, in den gegenseitigen Beziehungen beider Gruppen, die im Folgenden aus einander zu setzen sind, nichts weiter als Konvergenzerscheinungen zu sehen, zumal die-

selben sich bis in die minutiösesten Einzelheiten hinein verfolgen lassen, auf der anderen Seite freilich auch wieder Sonderheiten zeigen, die auf eine in späteren Stadien allmählich immer schroffer werdende Divergenz zurückzuführen sind. Als Grundlage für einen Vergleich wählen wir die Nereis-Entwicklung von Wilson, ohne dabei die neueren Arbeiten auf diesem Gebiete zu vergessen.

Auch bei den Anneliden ist in der Mehrzahl der Fälle der Typus der Furchung ein durchaus regelmäßiger, ein 4-, 8-, 16- etc. zelliges Stadium folgen mehr oder minder genau auf einander. Das Extrem in dieser Hinsicht erreichen nach Mead Amphitrite und Clymenella, wo die nahezu mathematische Regelmäßigkeit sich bis zum 64zelligen Stadium fortsetzt, noch übertroffen von Lepidonotus, dessen 64zelliges Stadium völlig radiären Bau aufweist. Daneben kommen jedoch auch Formen von zeitlich sehr unregelmäßigem Typus vor, wie Capitella nach Eisig.

Betreffs der zeitlichen Folge der einzelnen Ektodermgenerationen herrscht eine außerordentliche Übereinstimmung zwischen Nereis und Dreissensia. Die erste Ektodermgeneration eilt ebenfalls den übrigen voraus, es drückt sich dies schon auf jüngeren Stadien aus, von denen wir einige zum Vergleiche neben einander stellen wollen.

	Nereis	Dreissensia	Unio
I. Ektodermgeneration	16	16	9
II. Ektodermgeneration	3	4	6
I. Somatoblast	2	4	4
III. Ektodermgeneration	4	1	4
Vegetative Zellen	4	4	4
	29	29	27

Noch mehr ausgeprägt ist dieses Verhalten auf späteren Stadien, wir brauchen nur die drei Ektodermgenerationen auf dem 58zelligen Stadium von Nereis dem 57zelligen von Dreissensia gegenüberzustellen.

	Nereis	Dreissensia
I. Ektodermgeneration	36	29
II. Ektodermgeneration	12	15
III. Ektodermgeneration	4	4

Dieses Verhalten gewinnt dadurch eine tiefere Bedeutung, dass bei Nereis ganz wie bei Dreissensia die Zellen der ersten Ektodermgeneration im Wesentlichen den Prototroch liefern. Wir sahen, dass

bei Dreissensia die Velarzellen sich im Wesentlichen aus den Zellgenerationen $_{1}$·1·1 und $_{1}$·1·2 herleiteten, wobei freilich eine geringe Antheilnahme von Zellen der zweiten Generation nicht ausgeschlossen erschien. Bei Nereis leitet Wilson den primären Prototroch aus den gleichen Zellgenerationen ab, wobei er nur die Zellen $_{1}$·1·2·2 zunächst von seiner Bildung ausschließt; vermuthungsweise äußert er, dass auch $_{1}$·2·1 und $_{1}$·2·2 (intermediate girdle cells) daran Theil hätten, indem sie in der Bildung einer zweiten, schmäleren Zellenreihe aufgehen. Ergänzende Untersuchungen von Mead an Anneliden haben indessen dargethan, dass dennoch die ganze Generation $_{1}$·1 an der Bildung des Prototrochs Theil hat, dass ferner bestimmt einige Zellkomplexe der zweiten Ektodermgeneration, nämlich a—c_{2}·1·1 und a—c_{2}·1·2 dabei betheiligt sind, indem sie die Lücken zwischen den Quadranten der ersten Generation ausfüllen. Dessgleichen gehen bei Capitella nach Eisig wenigstens alle Zellen der Generation $_{1}$·1 in den Prototroch über.

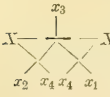
Interessant ist es, dass wir analoge Fälle von der Unterdrückung des Prototrochs und mithin verlangsamte Theilung der Ektodermgenerationen auch unter den Anneliden antreffen. Bei Chaetopterus, dessen Prototroch nicht ausgebildet ist, theilen sich nach Mead die Prototrochzellen anormal und fehlen die charakteristischen Bildungen am animalen Pole völlig.

Die weiteren Bildungen am animalen Pole in Form der Rosettenzellen und der Kreuzarme, die bei den meisten Anneliden auftreten, fehlen, wie gesagt, bei Dreissensia, und hierin liegt ein starker Gegensatz zu den ersteren. Direkt nach dem 32zelligen Stadium erfolgt die Bildung der Rosette-cells bei Nereis. Bei Dreissensia gehen die entsprechenden Theilungen erst auf dem 42zelligen Stadium (d_{1}·3) und auf dem 54zelligen Stadium (a_{1}·3, b_{1}·3, c_{1}·3) vor sich, auch ist Richtung der Abspaltung, sowie definitive Lagerung der Tochterzellen eine völlig verschiedene. Auch auf späteren Stadien war keine Spur ähnlicher Gebilde aufzufinden.

Wir kommen nun zu der Besprechung des ersten Somatoblasten. Bei Nereis macht derselbe, wenn auch von etwas geringerem Umfange, zunächst ganz dieselben Theilungen durch, d. h. er giebt drei kleinere Derivate, zwei nach rechts und links unten und eins nach oben, ab. Sodann erfolgt die erste Bilateraltheilung. Unio und Dreissensia weisen dagegen vor derselben noch eine vierte spiralige Theilung auf, und zwar nach unten zwischen x_{1} und x_{2}. Eine höchst eigenthümliche Beziehung zeigt nun Dreissensia zu Nereis in so fern, als die

Spindel zu x_4 sich völlig bilateral zunächst einstellt und dann erst eine Drehung in der Richtung der späteren Abschnürung von x_4 erfährt. Sollte dies ein Hinweis darauf sein, dass ursprünglich auch bei den Lamellibranchiern nur drei Derivate vor der Bilateraltheilung abgestoßen wurden? Die Antwort ist für diesen einzelnen Fall schwer zu geben.

Im Übrigen entspricht jedoch die nächste Theilung von X bei Nereis, welche zur Abschnürung von x_4 führt, der Lage nach durchaus x_4 von Dreissensia und Unio, wie das nebenstehende Schema zeigt. Die nächste Theilung weicht in ihrer Richtung jedoch bereits von Dreissensia ab, und diese Abweichung prägt sich auf den späteren Stadien immer mehr aus, indem nunmehr die späteren Organe, die aus diesen Zellkomplexen sich herleiten, deutlicher ihren Einfluss geltend machen. Bei Nereis folgen noch zahlreiche Theilungen, welche den Somatoblasten in die umfangreiche Ventralplatte überführen, bei Dreissensia erfolgt eine scharfe Scheidung in die Schalendrüse auf der einen Seite, welche nach Abschnürung von x_5 den ganzen Rest des ersten Somatoblasten für sich beansprucht, und in die Ventralplatte andererseits, welche nun ebenfalls eine starke Vergrößerung erfährt.



Während x_3 bei Dreissensia in der Masse der anliegenden Ektodermzellen verschwindet, ohne dass eine besondere Bildung aus ihr abzuleiten wäre, soll bei Nereis x_3 (im Vereine mit x_6?) die dorsale, mittlere Region des Körpers liefern, während die beiden Theile der eigentlichen Ventralplatte aus einander und ventralwärts rücken. Außerdem sollen noch $a_{2\cdot 1}$, $b_{2\cdot 1}$ und $c_{2\cdot 1}$ Antheil an der Bildung der seitlichen dorsalen Körpertheile haben. In einer neueren Untersuchung weist Mead jedoch diese Darstellung als einen Irrthum zurück, die ganze dorsale Körperhälfte wird vom ersten Somatoblasten geliefert. Im Übrigen verhält sich der Somatoblast von Amphitrite, um welchen Anneliden es sich hier handelt, in Bezug auf Anordnung und Reihenfolge der Theilungen des ersten Somatoblasten recht verschieden von Nereis, auf sie einzugehen, ist hier nicht unsere Aufgabe. Capitella dagegen zeigt nach Eisig im Wesentlichen eine Übereinstimmung mit Nereis, wenn auch im Einzelnen Besonderheiten auftreten, so vor Allem in der außerordentlich frühen Differenzirung des ersten Somatoblasten. Beziehungen mit den übrigen Annelidengruppen (Oligochäten und Hirudineen) sind überhaupt nicht mehr vorhanden, da diese aus den Polychäten hervorgegangen, sich weit von dem ursprüng-

lichen Typus entfernt haben, die fortschreitende Entwicklung namentlich in der außerordentlich hohen Differenzirung der Ventralplatte bekundend.

3. Turbellarien.

Da viele Andeutungen vorhanden sind, dass wir in diesen Formen den gemeinsamen Ursprung von Anneliden und Mollusken zu suchen haben, so liegt es nahe, auch sie zu einem Vergleiche heranzuziehen. Die erste ausführliche Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte der Turbellarien ist diejenige von Lang. Äußerlich gleicht die Furchung durchaus dem spiraligen Typus von Anneliden und Mollusken. Es werden von einem vierzelligen Stadium drei Generationen abwechselnd dexiotrop und leiotrop abgeschnürt, aber das Schicksal und die Bedeutung ist ein völlig verschiedenes. Denn nur die erste abgeschnürte Generation stellt Ektodermzellen dar, die zweite und dritte dagegen Mesodermzellen, und die vier Makromeren endlich das Entoderm.

In neuerer Zeit hat man versucht, dieses abweichende Verhalten theils auf einfache Beobachtungsfehler zurückzuführen Mead), theils aber auch, durch erneute Beobachtungen weitere Anhaltspunkte und Aufschluss zu erhalten. Das letztere hat Wilson versucht und er fand bei Leptoplana, dass nur die zweite Generation Mesoderm liefere, und zwar erst nach Abgabe je dreier Ektodermelemente. Betreffs der dritten Generation ist höchstens ein kleiner Bruchtheil an der Bildung des Mesoderms betheiligt. Die Schwierigkeit eines Vergleiches ist hierdurch stark vermindert, alle drei Generationen liefern so wenigstens mehr oder weniger große Partien des Ektoderms, und die Bildung des Mesoderms findet ihr Homologon in dem larvalen Mesoblast, und weiter in entsprechenden Bildungen bei Capitella, Physa und anderen, Verhältnisse, auf die ich oben bereits ausführlicher eingegangen bin.

4. Rotatorien.

Schließlich sei noch eine letzte Thiergruppe erwähnt, die stets in enge phylogenetische Beziehungen zu Mollusken und Anneliden gebracht wurde, die Rotatorien. Von neueren Arbeiten über dieselben erwähne ich die von Zelinka, Jennings und Car. Äußerlich verläuft die Furchung zunächst überraschend ähnlich. Wir sehen einen Zerfall in eine größere und eine kleinere Hälfte und eine Theilung derselben in ein vierzelliges Stadium, welches aus einer größeren

und drei kleineren Zellen besteht, genau demjenigen der Lamellibranchiaten gleichend. Sodann theilt sich zunächst die größere, hintere Makromere und dann die drei kleineren, vorderen Zellen. Das so entstandene achtzellige Stadium gleicht wiederum in vielen Punkten dem entsprechenden der Lamellibranchier, wir haben sogar dieselbe Neigung des animalen zu dem vegetativen Quartett. Diese Verschiebung schreitet bei den Rotatorien jedoch weiter fort, bis das Vorderende direkt erreicht ist, und so gewinnen im weiteren Verlaufe die einzelnen Furchungsstadien ein immer fremderes Aussehen gegenüber den Lamellibranchiaten, wie dies namentlich in der Ausbildung langer Zellenreihen hervortritt.

Aber auch die Ähnlichkeit der jüngeren Stadien hält einem direkten, morphologischen Vergleiche nicht Stand. Die Vertheilung von Ekto- und Entoderm auf dem vier- und achtzelligen Stadium ist in beiden Gruppen durchaus verschieden. Bei den Rotatorien liegt das Entoderm allein in der hinteren, großen Makromere enthalten, durch Umwachsung wird sie ins Innere verlagert. Auf dem achtzelligen Stadium sind also die sieben Mikromeren rein ektodermal, bei den Mollusken enthalten sie noch wichtige andere Bestandtheile. Selbst die leisen Beziehungen, welche Zelinka mit Anodonta und Teredo zu finden glaubt, sind hinfällig, ganz zu schweigen davon, dass keiner der beiden Somatoblasten ausgebildet wird, ein eigentlicher Mesoblast also völlig fehlt.

Um alles Bisherige zusammenzufassen, will ich endlich kurz die Principien andeuten, welche die Furchung im Allgemeinen beherrschen. Wir verdanken eine außerordentliche Förderung dieses Gegenstandes namentlich den amerikanischen Forschern (Wilson, Lillie, Conklin), weshalb ich vor Allem auf sie verweisen kann. Mir kam es bei dem genauen Studium der Furchung vor Allem darauf an, eine sichere Grundlage für die Organbildung zu erlangen; wir werden später sehen, dass die Differenzirung der Larve mit der Furchung noch durchaus nicht beendet ist, dass ähnliche Gesetze, wie sie die Furchung aufweist, auch später noch ihre Gültigkeit bewahren.

Der sowohl Mollusken wie Anneliden zu Grunde liegende Furchungstypus ist unstreitig derjenige einer successive auf einander folgenden Theilung von 1 zu 2, zu 4 ... 8 ... 16 ... 32 ... 64 Zellen. Dieser Typus erleidet nun die mannigfachsten Variationen, sei es in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Theilungen, sei es in der Hervor-

hebung einzelner Zellen durch besondere Größe, sei es durch das Auftreten besonders gerichteter Theilungen, von Bilateraltheilungen. Stets lässt sich der specielle Modus im Einzelnen zurückführen auf die Organisation der späteren Larve. Eine Gegenüberstellung der uns hier am meisten interessirenden Formen, von Dreissensia und Unio, wird uns diesen Satz sehr klar beleuchten. Beiden gemeinsam ist eine stark entwickelte Schale, beide besitzen desshalb auch gleich mächtig entwickelt einen ersten Somatoblasten. Aber weiter — dort haben wir eine typische Trochophoralarve mit mächtig entwickeltem Velum, die erste Ektodermgeneration eilt in ihrer Ausbildung und Mächtigkeit allen anderen voraus, hier bei Unio tritt eine stark reducirte Larvenform, die Glochidiumlarve, auf, deren auffallendstes Charakteristikum die beiden seitlichen larvalen Mantelfalten bilden, die zweite Ektodermgeneration, welche denselben ihre Entstehung giebt, besitzt ein bedeutendes Übergewicht an Größe wie Zellenzahl, die erste Generation bleibt dagegen zurück, da das Velum unterdrückt ist. Auf äußerst jungen Stadien macht sich bereits der Unterschied in der Ausbildung beider Larvenformen bemerkbar, der Keim von 20 bis 30 Zellen enthält bereits die ersten Anzeichen der immer stärker werdenden Divergenz. Ein weiteres wichtiges Merkmal der Glochidiumlarve ist der larvale Adductormuskel. Er koncentrirt seine ganze Anlage in dem »larvalen Mesoblast«, d. h. in Mesenchymzellen der zweiten Generation, die durch den zweiten Somatoblast allmählich unterdrückt und ersetzt wurden. Jetzt gewinnen sie plötzlich wieder eine erhöhte Bedeutung, sie übertreffen an Ausdehnung fast wieder den zweiten Somatoblasten. So erklärt sich die schwache Ausbildung des »larvalen Mesoblasts« bei der Trochophoralarve, erst sekundäre Vorgänge vermochten seine starke Ausbildung herbeizuführen.

Wohin wir uns also wenden mögen, stets tritt als das die Furchung beherrschende Princip die spätere Organisation der Larve hervor, ein Organ, das auf späteren Stadien des Entwicklungsganges seine Entstehung genommen haben muss, vermag je nach seiner Bedeutung mehr oder minder tief in den ursprünglichen Furchungsmodus modificirend einzugreifen, indem es auf immer jüngere Stadien seine Anlage zurückverlegt, den einen oder anderen Zellenkomplex möglichst für sich in Anspruch nehmend und möglichst früh von fremden Bestandtheilen scheidend. So findet die Sonderung des ersten Somatoblasten als Anlage von Schalendrüse und Ventralplatte, so das Überwiegen der ersten Ektodermgeneration bei Dreissensia als Anlage von Velum und Scheitelplatte, so das Hervortreten der zweiten

Ektodermgeneration bei Unio als Anlage des larvalen Mantels, so endlich die Ausbildung eines mächtigen »larvalen Mesoblasts« als Anlage des Adductormuskels seine volle Erklärung und Begründung.

V. Die Ausbildung der fertigen Trochophoralarve und ihre Umwandlung in die spätere Muschel.

Wir verließen die junge Larve als einen winzigen Organismus, ausgestattet mit einem funktionsfähigen Darmkanal, einem Lokomotionsorgan in Gestalt des Velums und einem Schutzorgan in Form der Schale. Die nun folgende Entwicklungsperiode zeichnet sich dadurch aus, dass sie diese immer noch auf sehr unfertigem Zustande verharrenden Organe zu einer vollendeteren Thätigkeit entfaltet und zugleich sämmtliche der späteren Muschel angehörigen Organe anlegt und zu einer mehr oder minder vollkommenen Funktionsfähigkeit bringt. Auszunehmen sind hiervon nur die Geschlechtsorgane, da dieselben erst nach der Festheftung der Larve sich differenziren. Daneben treten besondere Larvenorgane auf, welche, wie Urniere und bestimmte Muskelsysteme, nur eine beschränkte Dauer ihrer Thätigkeit besitzen, mit der Umgestaltung der Larve überflüssig werden und somit der Resorption anheimfallen, abgelöst durch andere, den neuen Bedürfnissen des veränderten Organismus in besserem Maße entsprechende Organe.

Ehe ich nun auf die Einzelschilderung der Anlagen der verschiedenen Organe eingehe, will ich kurz den allgemeinen Gang der Gestaltsveränderungen schildern, um so das Verständnis der zum Theil recht komplicirten Umlagerungsverhältnisse in Beziehung zu den einzelnen Organanlagen zu erleichtern. Zugleich werden wir hierdurch zu einer konsequenten Bezeichnung der einzelnen Körperregionen gelangen. Dieselben erleiden im Laufe der Entwicklung mannigfache Verschiebungen, so dass wir als einheitliche Bezeichnungen durchaus nur diejenigen des fertigen Organismus zu Grunde legen wollen.

Die junge Trochophoralarve besitzt also eine seitlich komprimirte Gestalt, die von den beiden Schalenklappen umschlossen wird, während über den Vorderrand das Velum als ein ringförmiger Wulst hervorragt. In der Mitte des Velums liegt die verdickte Scheitelplatte mit einem Büschel langer Cilien. Der Darmkanal besteht aus Vorderdarm, einem erweiterten Mitteldarm, der seitlich die Anlage der Lebersäckchen enthält, und einem einfachen Dünn- und Enddarm. So stellt sich uns etwa Fig. 47 auf Taf. IV dar. Das nächste direkt anschließende Stadium zeigt uns Fig. 49 auf Taf. V. Zwei neue

Organkomplexe sind aufgetreten, Urniere und Muskelsystem. Erstere, aus einer Ektodermwucherung hervorgegangen, liegt als einfaches, mit einer Wimperzelle abschließendes Rohr zu beiden Seiten des Körpers, das Muskelsystem besteht aus zwei scharf zu scheidenden Komplexen, einem rein larvalen und einem zweiten, der sich auch in der späteren Organisation der Muschel wiederfindet. Letzterer stellt den vorderen Schließmuskel dar, unmittelbar hinter dem hinteren Velarrand gelegen (*vs*) und einen einfachen Querstrang von Mesodermzellen bildend, die larvalen zerfallen in drei Systeme, die wir als dorsales, mediales und ventrales Retractorsystem (*dr*, *mr* und *vr*) bezeichnen wollen. Sie verlaufen in der Längsrichtung zu beiden Seiten und dienen dazu, Velum und Körper in die Schalenklappen zurückzuziehen. Weiter hat das Velum eine Differenzirung in zwei Cilienkränze erfahren, von denen der obere mit langen Cilien ausgestattet ist, der untere dagegen sehr zahlreiche kurze Flimmerhaare trägt. Zugleich beginnt an der Oberseite des Velums sich ein roth- bis dunkelbraunes Pigment abzulagern, welches auf den folgenden Stadien an Ausdehnung immer mehr zunimmt und mit Ausnahme der Scheitelplatte die Vorderseite völlig bedeckt.

Successive beginnt nun die Larve an Umfang zuzunehmen. Die ersten Veränderungen betreffen den Darmkanal. Zu beiden Seiten des Mitteldarmes treten die Lebersäckchen schärfer als zwei Ausbuchtungen hervor (Fig. 50 *ls*), weiter macht sich an seiner hinteren, rechten Seite eine Aussackung bemerkbar, die zur Bildung des Krystallstielblindsackes führt (Fig. 50 *kb*). Endlich beginnt der Dünndarm sich in eine nach hinten gerichtete Schlinge auszuziehen. Neue Pigmentablagerungen treten hinter dem After auf, sich weit an der Dorsalseite hin nach vorn und oben ausdehnend.

Fig. 51 zeigt uns im Wesentlichen noch das gleiche Verhalten, eine neue Pigmentansammlung ist hinter dem Munde in unmittelbarer Nähe des postoralen Wimperbüschels aufgetreten. Aufmerksam machen will ich ferner auf die zunehmende Verdickung der Körperwand an der Ventralseite, über welche uns erst das folgende Stadium von Fig. 52 völlige Klarheit verschafft. Alle bis jetzt erwähnten Organe zeigen uns nichts Neues, abgesehen von einer stetigen Größenzunahme und schärferen Differenzirung. Ventralwärts bemerken wir dagegen nun von vorn nach hinten fortschreitend drei Verdickungen. Die erste derselben, nach innen von der Ausmündungsstelle der Urniere gelegen, stellt uns das Pedalganglion (*pg*) dar, die zweite, noch vor dem Enddarme gelegene, das Visceralganglion (*vg*), und die dritte endlich,

welche sich von den beiden ersten dadurch unterscheidet, dass sie hinter dem Enddarme, also auf der Dorsalseite liegt, die Anlage von Herz, Nieren und Genitalorganen (*hn*). Die letztere ist zwar bereits auf dem Stadium von Fig. 49 vorhanden, tritt aber erst jetzt nach ihrer Loslösung vom Ektoderm schärfer hervor.

Der Fortschritt des Stadiums von Fig. 53 prägt sich darin aus, dass die beiden Ganglienanlagen sich schärfer abgehoben haben, dass ferner die Herz-Nierenanlage eine Sonderung in zwei Bestandtheile erfahren hat, in ein nach vorn hin gelegenes rundes Knötchen zu beiden Seiten des Darmes, die Niere (*n*), und einen nach hinten gelegenen, noch undifferenzirten Zellenhaufen, der Herz, Perikard und Genitalorgane enthält (*hp*). Auf Fig. 54 endlich ist auch die Differenzirung von Herz und Perikard vollzogen; als ein doppelter, hinter dem Nierenschlauche (*n*) gelegener Ring (*hp*) umgiebt die Anlage den Enddarm.

Weitere wichtige Veränderungen haben sich inzwischen an der Ventralseite vollzogen. Pedal- und Visceralganglion sind völlig losgelöst, die Otolithenblase (*ot*), aus einer Ektodermeinstülpung hervorgegangen, liegt seitlich dem Pedalganglion an. Unterhalb des Pedalganglions schiebt sich eine Einstülpung zwischen die beiden Hälften derselben ein, die Fußdrüse (*fd*), während vor den Pedalganglien eine neue Ektodermwucherung (*mf*) auftritt, die Anlage des Mesenchym-Muskelgewebes innerhalb des Fußes.

Die Entstehung des Fußes ist das wichtigste Ereignis, welches sich an der Umformung der äußeren Gestalt auf diesen und den folgenden Stadien vollzieht. Diese Ausbildung des Fußes beruht im Wesentlichen darauf, dass die mittlere Partie der Ventralseite ringsum von tiefen Furchen gegen den übrigen Körper abgegrenzt wird. Zunächst sind es die beiden Seitenfalten, welche sich beiderseits dicht unterhalb der Schale immer tiefer einsenken und so zugleich die Bildung des Mantels veranlassen. Sie treten bereits auf sehr jungen Stadien hervor, Fig. 47 auf Taf. IV etwa zeigt sie in allererster Andeutung, deutlicher erscheinen sie auf Querschnitten (Figg. 111, 112 auf Taf. IX *sm*). Auf dem Stadium von Fig. 54 tritt nun zu diesen beiden Seitenfalten noch eine hintere Falte (*hff*), an deren innersten Winkel zugleich eine neue Pigmentanhäufung auftritt. Diese Falte vertieft sich bald bedeutend und bringt dadurch aufs schärfste die keilförmige Gestalt des Fußes zum Ausdruck. Endlich tritt auch noch eine vordere Fußfalte auf (Fig. 56 *vff*), und hiermit ist die typische Gestalt des Fußes erreicht, bestehend aus einem massiveren,

hinteren Theile und einer frei beweglichen, kontraktilen Spitze, welche nun auch selbständiges Längenwachsthum aufweist.

Fig. 55 zeigt uns nochmals das Stadium von Fig. 54 von vorn gesehen, wir erkennen hier namentlich die charakteristische Form des Velums und seinen Übergang in den die Mundöffnung tragenden lappenförmigen Vorsprung des Körpers. Im Einzelnen werden wir bei der genaueren Besprechung des Velums auf diese Verhältnisse zurückzukommen haben.

Neben der völligen Ausbildung des Fußes zeigt uns Fig. 56 als besonders bemerkenswerth einmal die Loslösung des Cerebralganglions von der Scheitelplatte, weiter die Ausbildung zweier neuen Muskelsysteme, des hinteren Schließmuskels (*hs*), der unmittelbar neben das Visceralganglion zu liegen kommt, und dann des Fußretraktors (*rf*), der schräg von der äußeren Körperwand nach innen über den innersten Winkel der hinteren Fußfalte hinweg in den Fuß verläuft. Endlich treten auch die ersten Kiemenfalten zu beiden Seiten des Fußes, zwischen letzterem und dem Mantel, auf (*kf*). Das Nierenbläschen hat sich etwas in die Länge gestreckt.

Auf diesem Stadium hat die Trochophoralarve ihren Höhepunkt bereits überschritten, Spuren des Verfalls der Larvenorganisation treten bereits hervor, einmal im Verluste der Urniere, in der beginnenden Reduktion der larvalen Muskelsysteme und dem Schwunde des Velums. Die Umwandlung in die junge Muschel erfolgt sehr plötzlich, indem das Velum zusammengezogen und in Fetzen abgeworfen wird, zugleich schwinden auch die letzten Spuren des larvalen Muskelsystems (Fig. 57). Mit der Reduktion des Velums rücken dann Mundöffnung und vorderer Schließmuskel dicht an einander (Fig. 58), und diese plötzliche Zusammenziehung ist der wichtigste Faktor, der aus der typischen Gestalt der Trochophoralarve die Gestalt der Muschel hervorgehen lässt. Diese vordere Seite erleidet also die stärksten Veränderungen in Form einer sehr starken Verkürzung, die ventrale Seite bleibt im Wesentlichen so erhalten, wie ich sie bereits geschildert habe, nur dass der Fuß sich in ein langes, retraktiles Organ auszieht, und zugleich die Byssusdrüse starke Byssusfäden zum Anheften der jungen Muschel entwickelt hat. An der Hinterseite haben wieder stärkere Verschiebungen stattgefunden, bestehend in einem Auswachsen des ganzen Komplexes nach hinten und oben, wie sich dies am deutlichsten im Verhalten der Darmschlingen ausprägt. Ich erwähnte eingangs, dass der Dünndarm sich frühzeitig nach hinten in eine Schlinge auszog. Dieselbe vertiefte sich immer

mehr und schob sich dorsalwärts weit nach vorn (Figg. 50—56 *da*). Diese Schlinge wird nun durch die Ausdehnung des hinteren Körpertheiles aus einander gezogen (Fig. 58), der Endschenkel folgt der Dorsalseite, der innere Schenkel dagegen bleibt in engerer Beziehung zu dem Krystallstielblindsack und verlagert sich allmählich in den Fuß, wie es sehr deutlich ausgeprägt Fig. 59 aufweist. Die übrigen Veränderungen am Darmkanale sind nur gering, die Leber schiebt sich weit nach vorn und zeigt Neigung zur Lappenbildung (Fig. 59 *ls*); vor und seitlich vom Munde treten die Mundlappen (*ml*) hervor, entstanden aus Resten der sich auflösenden Scheitelplatte; sämmtliche Ganglien haben ihre typische Lagerung erhalten. Die Cerebralganglien liegen über dem Ösophagus, die Pedalganglien haben sich in den Fuß verlagert, die Visceralganglien liegen dicht der Vorderseite des hinteren Schließmuskels auf. Der Fußretraktor (*rf*) ist sehr mächtig entwickelt, vor ihm liegt Perikard (*p*) und Herz (*h*), nach außen und quer über ihn hinwegziehend die jetzt recht komplicirt gebaute Niere (*n*). Auf der Unterseite des Perikards liegen endlich auf Fig. 59 auch die aus seiner Wandung hervorgegangenen Genitalzellen (*gz*).

Die Kiemenpapillen haben weitgehende Umwandlungen durchgemacht, sie verlängern sich zunächst sehr stark, erhalten einen dichten Cilienbesatz und werden in ihrer Gesammtheit als Kiemenblatt mit den Verschiebungen des hinteren Körpertheiles aus der ursprünglichen Querrichtung (Fig. 56) allmählich in eine schiefe Längsrichtung zum ganzen Körper gebracht (Figg. 57, 58), bis sie endlich in Fig. 59 vielfach gefaltet mit der Längsrichtung des Körpers zusammenfallen. Die Kiemen sind das einzige Organ, welches ich in seiner Ausbildung nicht ins Einzelne hinein verfolgt habe, da seine weitere Differenzirung für die Aufgaben, welche ich mir gestellt hatte, nur von untergeordneterem Interesse sind. Bei der immer noch herrschenden Unsicherheit über ihre Ausbildung im Einzelnen dürfte eine Specialuntersuchung ihrer Entwicklung von nicht geringem Erfolge begleitet sein.

Hand in Hand mit diesen Umgestaltungen hat sich auch die typische Form der Dreissensia-Schale ausgeprägt. In Fig. 57 ist im Wesentlichen noch die larvale Gestalt der Schale erhalten, ein ziemlich regelmäßig gerundetes Plättchen darstellend. Schon auf Fig. 58, also einem bereits definitiv festgehefteten Stadium, ist diese Form nicht mehr rein erhalten, gestört im Wesentlichen durch ein stärkeres Wachsthum an der Vorderseite und an der unteren Hinterseite. Noch

deutlicher treten diese Veränderungen in Fig. 59 hervor, die vordere Wachsthumszone hat sich in eine längliche Spitze ausgezogen, die hintere hat eine weite, schräg nach hinten und unten gerichtete Ausbuchtung hervorgerufen. Wenn ich endlich noch hervorhebe, dass auch das Ligament *l* als eine fein gestreifte Masse auf der vorderen dorsalen Partie der Schale sich bemerkbar macht, so haben wir im Wesentlichen die fertige Organisation der Muschel erreicht.

Dass das Wachsthum inzwischen ganz bedeutend fortgeschritten ist, brauche ich wohl kaum besonders hervorzuheben. Das Stadium von Fig. 49 ist winzig klein, es misst in seinem größten Durchmesser 75 μ, ist also kaum größer als das frisch abgelegte Ei, es folgt sodann eine regelmäßige Größenzunahme bis zum Stadium von Fig. 56, welches bei der gleichen Vergrößerung wie Fig. 49 gezeichnet ist, es misst 187,5 μ. Die drei letzten Figuren sind bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet, Figg. 57 und 58 wieder bei der gleichen, sie messen 228 μ und 272 μ, Fig. 59 dagegen bei weit schwächerer Vergrößerung, es misst bereits 1100 μ, also etwas über 1 mm. Eine Größenangabe für eine Trochophoralarve finde ich bei Wilson von Mytilus edulis. Das größte, frei schwärmend aufgefundene Exemplar maß danach 188 μ, eine ganz außerordentliche Übereinstimmung mit der von mir gefundenen Zahl von 187,5 μ für das älteste frei schwärmende Stadium.

Ich glaubte diese kurze allgemeine Schilderung vorausschicken zu müssen, um nun im Einzelnen die theilweise recht komplicirten Vorgänge bei der Ausbildung der Organe leichter verständlich machen zu können, namentlich aber, um sichere Anhaltungspunkte zur Beurtheilung und Benennung der einzelnen Regionen der Larve zu gewinnen. Es ist das Naturgemäßeste, bei derselben auf die spätere fertige Muschel vorauszugreifen, da die wechselnde Gestalt der Larve einen steten Wechsel der Bezeichnung zur Folge hätte. Ich orientire die Larve desshalb streng nach den Organisationsverhältnissen der Muschel, also etwa nach dem Stadium von Fig. 59. Ventral nenne ich die Strecke von der Mundöffnung bis zur Afteröffnung. Dieselbe nimmt auf dem Stadium von Fig. 49 noch einen sehr kleinen Raum ein, gewinnt aber sehr bald außerordentlich an Ausdehnung, im Wesentlichen eben durch die Entfaltung des Fußes. Dorsal würde dann die Strecke heißen, die von dem Bogen oberhalb von Mund- und Afteröffnung gebildet wird. Sie zerfällt aber in einen vorderen, mittleren und hinteren Theil. Der mittlere Theil bildet die eigentliche Dorsalseite als Gegensatz zur Ventralseite; die vordere Partie

bildet die Vorderseite, sie ist bei der Larve völlig von dem enormen Velum eingenommen und wird später, wie wir sahen, stark reducirt; die Hinterseite endlich ist weniger scharf ausgeprägt, sie geht unmerklich in die eigentliche Dorsalseite über.

Auf diese Weise glaube ich die naturgemäßesten Beziehungen zwischen Larve und fertig ausgebildeter Muschel gewonnen zu haben. Wenn auch auf einzelnen Stadien die Bezeichnungen etwas gezwungen klingen mögen, auf jeden Fall werden sie uns vor Irrthum und Missverständnissen bewahren, namentlich in Bezug auf die Dorsal- und Ventralseite, deren Trennungsmarken also stets durch Mund und After gegeben sind. Die Bezeichnung der seitlichen Regionen ergiebt sich von selbst, da alle Phasen der Entwicklung streng bilateral symmetrisch gebaut sind.

VI. Organbildung.

1. Velum.

Wir beginnen unsere Schilderung der einzelnen Organe mit dem Velum, als einem der charakteristischsten Bestandtheile der Larve. Das Studium der Furchung ergab uns bereits, dass dasselbe in seinen wesentlichsten Bestandtheilen aus der ersten Ektodermgeneration abzuleiten ist. Äußerlich macht es sich zuerst durch einen Kranz langer Cilien bemerkbar (Fig. 45 auf Taf. IV), die bald an Zahl beträchtlich zunehmen (Fig. 46). Erst dann tritt auch in der Struktur des Zellplasmas der Velarzellen eine Änderung auf, dieselben nehmen einen deutlichen vacuoligen Bau an (Fig. 70 auf Taf. VI). Bis jetzt lagen die Zellen der verschiedenen Organe dicht an einander, nunmehr heben sich dieselben weit von einander ab, und hiermit im Zusammenhange dehnt sich die ganze vordere Körperwand der Larve weit aus, wodurch das Velum erst seine spätere typische Gestalt erhält. Zugleich wulstet sich sein Rand über die Schale, die den Körper inzwischen immer mehr umwachsen hat, weit vor und zwar namentlich zu beiden Seiten, so dass die Zweilappigkeit des Velums hierdurch scharf ausgeprägt wird. Das Innere des Velums ist also nichts weiter als ein stark vorgebauchter Theil der Leibeshöhle, der zwischen den beiden Schalenklappen hindurch in direkter Kommunikation mit der allgemeinen Leibeshöhle steht (Fig. 74).

Inzwischen hat auch der histologische Bau des Velums weitgehende Modifikationen erlitten. In seiner vorderen Hälfte bildete sich die Scheitelplatte aus, ein Sinnesorgan, auf das wir in einem späteren Kapitel zurückkommen werden. Die übrigen Zellen haben

sich scharf in zwei Regionen geschieden, einen Komplex, der, aus sehr stark abgeplatteten Zellen bestehend, das Dach des Velums bildet, und einen zweiten, der ringförmig das Velum umzieht und mit Cilien besetzt ist. Die Abplattung des oberen oder vorderen Theiles des Velums ist sehr beträchtlich (Fig. 74), sein Gesammtumfang ist von länglich ovaler Gestalt. In seiner ganzen Ausdehnung findet sich eine starke Pigmentablagerung von gelbbrauner bis schwarzbrauner Farbe, von der nur die Scheitelplatte völlig frei ist (Taf. V), wie Korschelt bereits richtig angegeben hat.

Am meisten jedoch nimmt unsere Aufmerksamkeit der eigentliche Lokomotionsapparat, eben der Wimperkranz, in Anspruch. Derselbe besteht aus zwei verschiedenen Zellreihen, die zwei mit einander völlig parallel verlaufende, geschlossene Ringe bilden s. Taf. V. Der obere Ring (Fig. 76 *o.rz*) setzt sich aus zwei Zellreihen zusammen, bestehend aus größeren, helleren Zellen mit mächtigem Kern und Kernkörper. Von jeder dieser ganz regelmäßig angeordneten Zellreihen geht je ein Cilienbündel aus, die ihrerseits wiederum zwei durch eine kleine Lücke getrennte Cilienringe darstellen. Auf dem Querschnitt des Velarrandes (Figg. 74, 75) erscheinen sie als zwei über einander gelegene Wimperbüschel, deren Cilien an ihrer Festheftungsstelle sich etwas in das Zellplasma fortzusetzen scheinen (*o.rz*). Unter diesen beiden Zellreihen liegen nun noch einige weitere, die ebenfalls in ihrer Gesammtheit einen den beiden vorigen völlig parallel verlaufenden Ring bilden (Fig. 76 *u.rz*). Sie unterscheiden sich aber von ihnen darin, dass die einzelnen Zellen, resp. deren Kerne, von weit geringerer Größe und unregelmäßig angeordnet sind, dass ihr Plasma dunkler gefärbt erscheint, weil weniger vacuolenhaltig, und endlich, dass ihre bedeutend kürzeren Cilien einen dichten Besatz bilden (Fig. 75 *u.rz*). Zwischen dem oberen, aus längeren Cilien bestehenden, doppelten Wimperkranze und dem unteren liegt ein deutlicher, cilienfreier Zwischenraum (Figg. 74, 75).

Diese Darstellung vom Bau des Velums unterscheidet sich in einigen wesentlichen Punkten von derjenigen, welche Hatschek für Teredo gegeben hat. Es ist dies die genaueste Darstellung, welche wir bisher von diesen Verhältnissen hatten, da Horst bei Ostrea nur die beiden oberen Zellreihen mit voller Deutlichkeit beschrieben hat. In der Anordnung der den Wimperkranz zusammensetzenden Zellen stimme ich mit Hatschek ziemlich überein, nicht aber in derjenigen der Cilien. Hatschek unterscheidet nämlich einen präoralen und einen postoralen Wimperkranz, zwischen denen eine adorale Wimper-

zone liegt. Was den ersteren betrifft, so weicht Dreissensia hier nur in so fern von Teredo und Ostrea ab, als jede der sie zusammensetzenden Wimperreihen nicht aus einer einfachen Reihe dicker Cilien besteht, sondern aus einem aus vielen sehr zarten Cilien zusammengesetzten Wimperbande. Betreffs des adoralen und postoralen Wimperkranzes sind die Differenzen weit größer. Eine Trennung zweier solcher Systeme muss ich für Dreissensia entschieden in Abrede stellen, in nichts unterscheiden sich die untersten Cilien des unteren Wimperkranzes von den weiter nach oben gelegenen, weder durch Länge noch durch Dicke. Auch die als Basis eben dieser untersten Cilien dienende Zellreihe habe ich nie besonders ausgezeichnet gefunden, wie es beispielsweise Hatschek auf seiner Taf. III in Fig. 31 *B* andeutete. Aber selbst wenn dieser untere, selbständigere Ring sich abgegrenzt hätte, so würde er desshalb noch nicht postoral verlaufen. Ich betonte bereits wiederholt, dass beide Cilienkränze durchaus parallel verlaufende geschlossene Ringe bilden, dass also nicht Theile des unteren Kranzes divergirend nach hinten und ventralwärts ziehen, um sich erst hinter der Mundöffnung zu vereinigen (vgl. hierzu Figg. 49—56). Besonders deutlich zeigt dieses Verhalten die Ventralansicht von Fig. 55. Unterhalb des Velums liegt nun freilich ein Wimperbüschel (*po*), dasselbe ist jedoch völlig unabhängig von dem Velarkranze und besteht aus einem Büschel langer Cilien, ganz ähnlich dem hinter dem After gelegenen Wimperfelde (*pa*). Die von Hatschek als bewimpert bezeichnete Verbindungslinie beider Systeme stellt nichts Anderes dar, als den ventralwärts ziehenden Außenrand des vor dem Velum gelegenen Mundkegels. Der eigentliche Wimperkranz zieht unabhängig von demselben nach vorn, um sich vor dem Munde zu einem Ringe zu schließen.

Auch für die Gastropodenlarven wurde wiederholt das Vorkommen eines prä- und postoralen Wimperkranzes beschrieben. So findet von älteren Autoren J. P. M'Murrich bei einigen Prosobranchiern wie Opisthobranchiern neben präoralem Wimperkranze sowohl den postoralen wie auch eine adorale Wimperzone, weniger klar ist die Darstellung Haddon's für die Nudibranchiaten, wo ebenfalls ein prä- und postoraler Wimperkranz vorhanden sein soll. Eine genauere Darstellung dieser Verhältnisse haben wir in neuester Zeit durch Conklin von einem Prosobranchier, Crepidula, erhalten. Der präorale Wimperkranz setzt sich hier ebenfalls aus einer Reihe stärkerer Cilien und einem darunter gelegenen Kranze kleinerer Wimpern zu-

sammen. Dagen können selbst Conklin's Bilder mich nicht völlig von der Anwesenheit eines postoralen Wimperkranzes überzeugen. Die von ihm als solcher in Anspruch genommene Zellenreihe mag vielleicht in ähnlicher Weise zur Bildung eines, wenn auch schwach entwickelten Mundkegels, beitragen, wie bei Dreissensia (man vgl. seine Figg. 81 und 82 mit meiner Fig. 55). Das ventralwärts vom Munde gelegene Wimperbüschel ist dagegen ganz eben so ausgebildet wie bei Dreissensia. Die charakteristische Lappenbildung der Prosobranchierlarve kommt durch sekundäre Umbildung des Velarrandes zu Stande.

Den genannten Autoren steht übrigens eine Anzahl anderer gegenüber, die entweder einen postoralen Wimperkranz in Abrede stellen oder deren Abbildungen wenigstens keinen solchen erkennen lassen. So beschreibt Fol eine ganz ähnliche Zusammensetzung der Wimperringe von Pteropoden und Heteropoden, wie ich sie für Dreissensia gegeben habe, und auf Vigier's Abbildungen der Larve von Tethys fimbriata ist ebenfalls nur ein präoraler Wimperkranz zu erkennen, so dass wir diese Frage für die Veliger-Larve der Gastropoden bis jetzt noch als eine offene bezeichnen müssen.

Sehr starke Modifikationen hat das Velum bei den Süßwassermuscheln erlitten. Bei Cyclas (Ziegler) findet sich ventral und seitlich vom Munde ein starkes Flimmerfeld, deren Homologien nicht leicht zu ziehen sind. Da aus ihm die Mundlappen hervorgehen, so verschieben wir die nähere Besprechung vortheilhafter bis zu der Betrachtung dieser Organe (p. 82 ff.). Der Velarregion entspricht dagegen unzweifelhaft die Kopfblase, denn was stellt das Velum auch bei Dreissensia Anderes dar als eine Auftreibung des vorderen Körpertheiles. Nur bildete sich hier ein Wimperapparat als Lokomotionsorgan in sehr vollkommener Weise aus, dort bei Cyclas erlitt er eine weitgehende Reduktion, weil der Organismus seiner Dienste nicht mehr bedurfte.

Noch weit stärker reducirt ist das Velum bei den Unioniden. Nur einige wenige Zellen deuten noch die Kopfblase an, aus deren Bestandtheilen sich ein neues Larvenorgan herausbildet, die Fadendrüse (Lillie).

Um nochmals auf das Velum von Dreissensia zurückzukommen, so bedarf der Übergang des Velarrandes in den übrigen Körper noch einiger Erläuterungen. An den Seiten sahen wir das Velum sich weit vorbuchten (Fig. 55), an der Dorsalseite ist die Vorwölbung nur gering und geht mit leicht eingebuchteter Rundung direkt in dieselbe

über (Figg. 49—54, 56), an der Ventralseite dagegen liegen die Verhältnisse etwas komplicirter. Der hier gelegene Vorderrand zieht sich nämlich unterhalb der Cilienreihen in einen dreieckigen vorspringenden Lappen aus, den oben bereits erwähnten Mundkegel, in dessen Mitte die Mundöffnung gelegen ist, und der an seiner Spitze das postorale Wimperbüschel trägt (Figg. 54, 55). An seiner nach hinten gerichteten Seite weist er außerdem eine dichte Pigmentanhäufung auf (Fig. 51—54), auf welche in ihrer charakteristischen Anordnung Korschelt bereits aufmerksam gemacht hat.

Das Innere des Velums ist außer der Scheitelplatte noch von zahlreichen Muskelfasern durchzogen, die sich sowohl an die Scheitelplatte, wie an die Seitenränder des Velums festheften (Fig. 74 *mu*). Sie bilden die Ausläufer besonderer Retraktormuskeln des Velums, auf die wir später in einem besonderen Kapitel eingehen werden. Hatschek will außerdem bei Teredo im Inneren des Velums Nervenfäden beobachtet haben, die an den Seitenrändern der Scheitelplatte entspringen und sich unter starker Verästelung an der Peripherie des Scheitelfeldes verbreiten sollen. Schon Horst konnte bei Ostrea nichts von derartigen Nervenfäden auffinden, und ich muss gestehen, dass es auch mir nicht gelang, eine Spur von denselben zu entdecken. Weder geben die Zellen der Scheitelplatte selbst irgend welche Fasern ab, noch sind selbständige Ganglienzellen im Inneren des Velarraumes wahrzunehmen. Dagegen liegen typische Bindegewebszellen mit langen Fortsätzen in spärlicher Anzahl im Inneren zerstreut (Fig. 74 *mz*), sie mögen wohl leicht Nervenfasern vortäuschen.

2. Schale und Mantel.

Die Schicksale der Schalendrüse habe ich bereits im zweiten Kapitel eingehend geschildert, wir knüpfen hier an dem Zeitpunkte von Neuem an, wo die Ausstülpung sich soeben vollzogen hat. Unmittelbar nach derselben beginnt die Abscheidung des Schalenhäutchens. Dasselbe stellt ein einfaches, unpaares Plättchen dar, welches seiner Unterlage fest anliegt. Durch die Konservirung wird es in der Regel von derselben abgehoben (Fig. 77). Zwei sich ungefähr gleichzeitig abspielende Vorgänge führen sodann dieses Schalenhäutchen in seine spätere Form über. Diese beiden Vorgänge bestehen einmal in dem seitlichen Umwachsen des Körpers von Seiten der Schale, wie es uns in einem mittleren Stadium Fig. 78 darstellt, und dann in der Herausbildung der zweiklappigen Form. Dieselbe

kommt dadurch zu Stande, dass das unpaare Schalenhäutchen genau in der Dorsallinie einen innigeren Zusammenhang mit dem darunter gelegenen Epithel eingeht, ja völlig mit demselben verschmilzt, während es sich zu beiden Seiten leicht von demselben abhebt. Zugleich bleibt das Epithel hier in der Mittellinie stark verdickt im Gegensatz zu den beiden Seiten, wo es sich außerordentlich abflacht. Ein mittleres Stadium dieser Vorgänge zeigt wiederum Fig. 78, während Fig. 79 uns schon ein weit in der Entwicklung vorgeschrittenes, aber für diese und die folgenden Stadien typisches Bild gewährt. Die beiden Schalenhälften sind in der Mittellinie völlig mit der verdickten Epithelleiste verschmolzen, hier ist die Stelle, in welcher die beiden Schalenhälften leicht gegen einander bewegbar sind. Die Abscheidung von Kalksubstanz scheint erst ziemlich spät zu erfolgen, es ist mir nicht möglich gewesen, den ersten Anfang derselben festzustellen, da die feine Vertheilung der Kalktheilchen eine Unterscheidung von dem Conchiolin im Mikroskop nicht zulässt. Während der Larvenperiode von blassgelblicher Farbe beginnt die Schale nach dem Festheften allmählich eine immer dunklere Färbung durch Einlagerung von Pigment anzunehmen.

Etwas anders scheint sich bei der Ausbildung der zweiklappigen Schale Cyclas zu verhalten. Nach Ziegler bleibt bei dieser Form das ursprüngliche Häutchen stets unpaar, die Zweiklappigkeit der Schale wird dadurch hervorgerufen — und dies behauptete schon früher Ray Lankester von Pisidium — dass Kalkablagerungen symmetrisch zu beiden Seiten auftreten und unter allmählicher Vergrößerung schließlich zwei harte Schalenklappen bilden. Bei Dreissensia erfolgt die Abscheidung des Kalkes dagegen ganz gleichmäßig unter dem schon vorgebildeten, zweiklappigen Conchiolin-Häutchen, und dasselbe scheint mir aus den Darstellungen Hatschek's für Teredo hervorzugehen.

Auf die Umwandlungen der äußeren Gestaltsverhältnisse der Schale bis zur definitiven Form brauche ich hier nicht mehr einzugehen, da dieselben schon bei der allgemeinen Charakterisirung der Larve und ihrer Metamorphose zur Genüge berücksichtigt wurden. Hervorheben will ich nur, dass die larvale Schalenform, wie ich sie von Dreissensia schilderte, sich ganz allgemein zu finden scheint. Stets machen sich erst auf älteren Stadien die Veränderungen bemerkbar, welche die so außerordentlich mannigfachen Formen der Muschelschalen bedingen. Am auffallendsten sind diese Veränderungen bei den festgewachsenen Formen mit ungleichklappiger Schale, ich er-

innere nur an Ostrea, bei welcher Form diese Erscheinungen des öftern eingehend geschildert wurden.

An die Ausbildung der Schale schließen wir direkt die des Mantels an. Zu der Zeit, wo die beiden Schalenhälften der ventralen Mittellinie bei ihrer Umwachsung nahe gekommen sind, beginnt sich die Körperwand beiderseits einzufalten, wie es uns auf einem etwas vorgerückten Stadium Fig. 111 auf Taf. IX zeigt. Ich erwähnte bereits oben, dass diese seitliche Faltenbildung einen der wesentlichsten Faktoren bei der Bildung des Fußes darstellt, indem sie eine mittlere Partie wie einen Keil aus der Ventralseite herausschält. Sich immer mehr vertiefend bilden die Falten schließlich zu beiden Seiten des Fußes, zwischen demselben und der inneren Zellenlage der Mantelfalte, jederseits einen längs verlaufenden, schmalen Hohlraum aus, der an der Ventralseite des Fußes zusammenfließt, eben den Mantelraum. An seiner Wandung legen sich später die Kiemenfalten an, um dann ebenfalls frei in denselben hineinzuragen. Fig. 112 zeigt uns noch ein jüngeres Stadium dieser Verhältnisse, in Fig. 121 (auf Taf. X) können wir uns einen Begriff von der weiten Ausdehnung machen, welche der Mantelraum (*sm*) später gewinnt. Auf die Umwandlungen und Verwachsungen des Mantels zur Bildung der Siphonen gedenke ich hier nicht weiter einzugehen, als sekundäre Erscheinungen sind sie nur von untergeordneter Bedeutung.

Bei Formen, die eine reducirte Trochophora aufweisen, wie Cyclas, treten nach Ziegler Verschiebungen in dem zeitlichen und örtlichen Verhältnis der Anlage von Mantel und Schale auf. Noch ehe das Schalenhäutchen den Körper umwachsen hat, beginnt bereits an den hinteren Seitentheilen ein selbständiger Mantelwulst, der erst später von der Schale überwachsen wird, wodurch dann schließlich ein ähnliches Verhalten zu Stande kommt, wie es Dreissensia aufweist.

Bei den Unioniden sind die Verhältnisse durch die Zwischenstufe des Larvenmantels der Glochidiumlarve noch weit stärker modificirt, indem dieser sich bei Ausbildung des definitiven Mantels in den sog. »pilzförmigen Körper« verwandelt. Für unsere Betrachtung besitzen diese an sich sehr interessanten speciellen Verhältnisse keine weitere Bedeutung.

3. Fuß nebst Byssusdrüse.

Die Ausbildung des Fußes haben wir bereits im vorigen Kapitel kennen gelernt, im Wesentlichen verdankt er seine Entstehung einem

System von Falten, die als die beiden seitlichen Mantelfalten, als vordere und hintere Fußfalte zu bezeichnen sind. Zuerst treten von diesen Falten die beiden Mantelfalten auf, sodann hintere und schließlich vordere Fußfalte. Neben dieser Faltenbildung beginnt der auf diese Weise herausmodellirte Körperabschnitt jedoch auch ein selbständiges Längenwachsthum aufzuweisen, und zwar an seiner vorderen Spitze, wodurch dieser Theil des Fußes zu einem langen, sehr kontraktilen Zapfen umgebildet wird, dessen außerordentliche Beweglichkeit von Korschelt bereits für Dreissensia, von Lacaze-Duthiers für Mytilus, und von anderen Autoren für die verschiedensten Formen beschrieben wurde. An seiner vorderen Fläche bedeckt er sich mit einem feinen Cilienkleide (Figg. 83, 84 auf Taf. VII), und diese Cilien dienen unzweifelhaft dem Tastsinne, da die sehr kontraktile Spitze bald weit aus der Schale vorgestreckt, bald ganz zurückgezogen erscheint, und so mit der Fortbewegung ein Abtasten der Unterlage Hand in Hand geht. Die eigenthümliche beilförmige Gestalt des Lamellibranchiatenfußes tritt in dem hinteren Theile sehr deutlich hervor und macht sich auf den älteren Stadien in zunehmendem Maße bemerkbar (vgl. Figg. 56—59).

Weit mehr als diese äußeren Vorgänge interessiren uns jedoch diejenigen, welche sich im Inneren des Fußes abspielen. Absehen will ich zunächst von Pedalganglien und Byssusdrüse, von denen erstere in einem besonderen Kapitel zu besprechen sind, letztere am Schlusse dieses Kapitels einer näheren Betrachtung unterzogen werden mag. Betrachten wir ein älteres Stadium, wie es uns etwa Fig. 84 auf Taf. VII darstellt, so sehen wir den vorderen Theil des Fußes völlig erfüllt von einer mächtigen Zellenmasse (*mf*, welche das gesammte Mesenchym-Muskelgewebe des Fußes zu liefern hat, indem sie sich später auflöst und ein stark verästeltes und verzweigtes System von Bindegewebs- und Muskelfasern bildet. Auch frühere Beobachter haben diese Zellenmasse schon sehr wohl beachtet, dieselbe aber stets unbedenklich von den Urmesodermzellen abgeleitet. Meine Beobachtungen führten mich zu einem durchaus anderen Resultate.

Auf einem etwas jüngeren Stadium sieht man die scharfe Grenze zwischen Körperepithel und dem fraglichen Zellenhaufen an einzelnen Stellen unterbrochen (Fig. 83), der Zusammenhang beider Komplexe ist ein innigerer. Dieses Verhalten steigert sich auf jüngeren Stadien immer mehr, in Fig. 82 ist eine scharfe Grenze überhaupt nicht mehr zu ziehen, mit einem Worte — wir haben hier eine Ektodermwucherung vor uns. Sehen wir uns ein ganz junges Stadium an, wie es

uns Fig. 80 vorstellt (entsprechend etwa Fig. 52 auf Taf. V), so sehen wir zunächst die medianen Theile der Pedalganglienanlage (*pg*) getroffen und weiter nach vorn einige wenige Mesenchymzellen (*mz*). Nach außen wird das Ganze begrenzt von einem einfachen, hohen Epithel. Dieses Verhalten ändert sich recht beträchtlich auf dem folgenden Stadium von Fig. 81 (entsprechend etwa einem zwischen Fig. 53 und 54 gelegenen Stadium). Zunächst ist die auf Fig. 80 erst angedeutete hintere Fußfalte (*hff*) nunmehr beträchtlich vertieft, die Byssusdrüse (*fd*) als deutliche Einsenkung bereits wohl erkennbar, das Pedalganglion fast völlig von seinem Mutterboden losgelöst. Vor demselben bemerkt man deutlich an Stelle des bisher einfachen Epithels eine lebhafte Zellwucherung (*mf*), die sich in der Richtung nach innen und vorn verschiebt. Diese Wucherung erreicht ihren Höhepunkt auf dem Stadium von Fig. 82, einige ähnliche Stadien geben noch die Figg. 85 und 86, die ich nur in dem betreffenden Abschnitte dargestellt habe. Allmählich lässt diese Wucherung an Intensität nach (Fig. 83), welches Stadium zwischen den Figg. 55 und 56 liegt, und hört endlich völlig auf (Fig. 84), worauf dann die Auflösung und Differenzirung dieses neu entstandenen einheitlichen Zellkomplexes eintritt.

Ohne hier bereits auf die theoretische Bedeutung dieser Erscheinungen, die wir in einem späteren Kapitel im Zusammenhange erörtern werden, einzugehen, will ich kurz die Angaben anderer Autoren mit meiner Darstellung vergleichen. Am bedeutungsvollsten ist die Schilderung Hatschek's von der Fußentwicklung von Teredo. Die Herausbildung der kielförmigen Bauchregion wird richtig beschrieben, eben so die hintere Fußfalte als Knickung wohl beobachtet. Von größerem Interesse ist seine Darstellung der inneren Verhältnisse. Deutlich beobachtete Hatschek die enorme Massenzunahme des »Mesoderms« im vorderen Theile des Fußes. Die durch seine Figg. 25 bis 27 auf Taf. III dargestellte Serie veranschaulicht sehr klar das allmähliche Anwachsen dieser Anlage, und würde die scharfe Trennungslinie zwischen beiden Schichten fehlen, so könnte man sich keine bessere Serie für meine Auffassung wünschen. Der hintere Abschnitt des Fußes wird ebenfalls von Mesodermzellen eingenommen, die sich nach hinten in die Mesodermstreifen fortsetzen sollen. Gewiss liegen in dieser Region zerstreute Zellen des ursprünglichen larvalen Mesenchyms, aber die Hauptmasse von Hatschek's »Mesodermstreifen« besteht sicherlich aus dem Visceralganglion, dessen Lage genau mit seinen »Urmesodermzellen« zusammenfällt, man vergleiche nur die

Lage der völlig richtig gezeichneten hinteren Fußfalte zu denselben. Die Fußdrüse entzog sich seiner Beobachtung.

Im Übrigen findet meine Beobachtung in der bisherigen Litteratur nur eine geringe Stütze. Mit einiger Zurückhaltung äußert Ray Lankester von Pisidium, dass die Primitivelemente des Fußes wahrscheinlich von großen, dem Ektoderm entstammenden Zellen sich ableiten. Einen sicheren Beweis hierfür kann er nicht erbringen, zumal Verwechslungen mit Ganglienanlagen in seiner Darstellung nicht ausgeschlossen sind. Eben so unsicher ist die Angabe v. Ihering's über Cyclas, wonach hier im Fuße zunächst ein Gegensatz zwischen Ektoderm und Mesoderm überhaupt nicht besteht, sondern erst allmählich aus einer gemeinsamen Zellenmasse oberflächliches Epithel und inneres Mesenchym sich scheidet. Hier anzuführen wären sodann die Beobachtungen P. Sarasin's an Bythinia, wenn auch nach diesen die Diagnosticirung einer bestimmten Wucherungszone nicht möglich ist, und endlich will ich noch bemerken, dass ich auch bei Limax maximus eine Betheiligung von Körperepithelzellen an der Bildung des Mesenchymgewebes des Fußes anzunehmen geneigt bin, ihr zerstreutes und vereinzeltes Auftreten lässt jedoch den Process selbst nur schwer mit voller Sicherheit zur Darstellung bringen.

Einen Unterschied in der Ausbildung des Fußes der Süßwassermuscheln gegenüber Dreissensia möchte ich noch hervorheben. Bei Cyclas (Ziegler) wie bei den Unioniden (F. Schmidt) bildet sich nämlich der Fuß wie bei den Gastropoden direkt durch eine stumpfe, aktiv wachsende Vorwölbung, die Mantelfalten haben mit seiner Bildung nichts zu thun, während bei Dreissensia das selbständige Wachsthum der bereits differenzirten Ventralseite erst später eintritt, nachdem der Fuß als solcher schon sehr wohl markirt erscheint.

Ehe wir den Fuß verlassen, müssen wir noch ein bereits mehrfach erwähntes Organ desselben näher betrachten, nämlich die Byssusdrüse. Dieselbe entsteht als eine einfache, grubenförmige Einsenkung des Ektoderms, die genau in die Mittellinie des Fußes zu liegen kommt und sich zwischen die beiden Hälften des Pedalganglions einschiebt (Figg. 81, 82, 83 auf Taf. VII, Figg. 114, 115 auf Taf. IX, *fd*). Das Lumen der Einsenkung ist sehr eng, später legen sich die Wände dicht an einander (Fig. 84 *fd*), das ganze Gebilde schiebt sich weit nach innen und hinten und bildet so einen umfangreichen Schlauch. Seine Aufgabe besteht darin, beim Festheften der Larve zahlreiche Byssusfäden abzuscheiden, mit deren Hilfe die junge Muschel an ihrer Unterlage festhaftet.

Bei vielen Formen wird die Byssusdrüse wohl noch angelegt, aber ohne völlig ausgebildet zu werden, bald wieder rückgebildet. So bei Yoldia nach Drew oder bei Xylotrya nach Sigerfoos, bei letzterer funktionirt sie sogar noch einige Zeit. Bei Cyclas ist die Anlage der Byssusdrüse nach allen Autoren (Stepanoff, Ziegler) eine paarige. Beide Ektodermeinsenkungen werden jedoch später gemeinsam in die Tiefe versenkt, und so kommt ein einheitliches Gebilde zu Stande, dessen beide Zipfel allein noch seine paarige Anlage erkennen lassen. Später wird sie ebenfalls rückgebildet. Ein ganz ähnliches Verhalten weisen nach F. Schmidt und Schierholz die Unioniden auf, nur ist die Reduktion noch ausgeprägter.

4. Urniere.

Ein bis jetzt recht unvollkommen bekanntes Organ der Muscheltrochophora ist die Urniere. Bei der typischen Trochophora hat sie nur Hatschek beobachtet; er fand nämlich bei Teredo im vorderen Theile der Larve zu beiden Seiten einen länglichen Körper, der ein feines Lumen aufwies und später eine Flimmerung zeigte. Während er die äußere Öffnung sehr wohl beobachten konnte, gelang es ihm nicht, über das innere Ende volle Klarheit zu erlangen, es schien sich ihm mit einem Trichter in die Leibeshöhle zu öffnen.

Wir beginnen unsere Betrachtung am besten mit der Beschreibung des ausgebildeten Organs, um hieran die Entwicklungsgeschichte anzuschließen. Zur Zeit ihrer höchsten Ausbildung, die sich etwa über die Stadien der Figg. 50—54 auf Taf. V erstreckt, besteht die Urniere typisch aus zwei oder höchstens drei Zellen. Das eigentliche Exkretionsrohr wird von einer einzigen Zelle gebildet (Figg. 92, 93), das Plasma derselben stellt ein dickwandiges Rohr dar, welches ein enges Lumen (Fig. 92 *lu*) besitzt, einen deutlichen Kern (Fig. 92 *ex*) und zahlreiche durch die Osmiumsäure geschwärzte Konkretionen aufweist. Das Innere des Lumens wird von einer im Querschnitte sehr deutlichen Cuticula begrenzt (Fig. 97 *cu*). Abgeschlossen wird dieses Rohr nach innen durch eine Flimmerzelle, indem das Anfangs dickwandige Rohr sich allmählich verjüngt und endlich in eine sehr zarte Membran übergeht (Figg. 92, 93, 96 *mb*), die ihrerseits an ihrem Ende eine Flimmerzelle trägt. Diese letztere ist meist von kegelförmiger, zugespitzter Form (Fig. 92, 93, 96 *tz*), zuweilen aber fächerförmig verbreitert (Fig. 95 *tz*). Sie besitzt einen deutlichen Kern, zuweilen noch eine kleine Endvacuole (Fig. 95 *ev*), die aber meist fehlt, und endlich an ihrer dem Rohre zugekehrten Seite eine starke Wimperflamme

(Figg. 92, 93, 95, 96 *wf*). Die einzelnen Cilien derselben sind sehr lang, sie reichen weit in das eigentliche Exkretionsrohr hinein und sind an der Wimperzelle durch feine, verdickte Knötchen befestigt (Fig. 96). Diese beiden Zellelemente, Exkretions- und Wimperzelle, bilden die stetigen Bestandtheile der Urniere, dazu mag vielleicht noch eine dritte Zelle kommen, welche das Exkretionsrohr nach außen mit dem Ektoderm verbindet und seine Befestigung unterstützt. Als gesonderten Bestandtheil der Urniere habe ich sie jedoch nie scharf unterscheiden können, da sie ja völlig zwischen den Ektodermzellen liegen muss, und besondere Merkmale zu einer Unterscheidung nicht vorhanden sind. Was mich zur Annahme ihrer Existenz veranlasst, sind weit mehr Gründe entwicklungsgeschichtlicher Natur als rein morphologische.

Dieser Bau der Urniere ist als der durchaus typische und reguläre anzusehen. Daneben ist mir freilich in einem Falle ein Bild untergelaufen, welches von demselben in recht auffallender Weise abweicht. Ich meine das Bild von Fig. 94 auf Taf. VIII. An Stelle der einen abschließenden Wimperzelle treffen wir hier deren zwei. Beide sind in einen rechten Winkel zu einander gestellt und senden gleichmäßig eine starke Wimperflamme in das gemeinschaftliche Rohr, welches in allem Übrigen den bisher beschriebenen Bau aufweist. Wie weit dieses Verhalten auf Häufigkeit des Auftretens Anspruch machen darf, vermag ich nicht zu sagen, Thatsache ist jedenfalls, dass ich es nur ein einziges Mal auf meinen Schnittserien antraf, und eben so sicher ist, dass auf vielen Serien das Fehlen der zweiten Wimperzelle mit voller Klarheit festzustellen ist.

Was die Lage dieses Organs betrifft, so findet es sich regelmäßig zu beiden Seiten der Larve, dem abgeflachten Körperepithel der Larve dicht anliegend. Der Frontalschnitt von Fig. 98 auf Taf. VIII, welcher genau den Längsverlauf der Urniere getroffen hat, zeigt uns dies aufs deutlichste (*un*). Topographisch zieht die Urniere im Übrigen von der mittleren Ventralseite des Körpers, in dessen Nähe ihre Ausmündungsöffnung liegt, schräg nach vorn und oben, um hier etwas oberhalb des Ösophagus mit der Wimperzelle zu enden (vgl. Figg. 50—54). Betreffs der Ausmündungsstelle will ich noch bemerken, dass dieselbe einen äußerst feinen Porus darstellt, der nur schwer zu beobachten ist und zu beiden Seiten der Pedalganglienanlage nach außen von denselben zu suchen ist, von hier sich in den Mantelraum öffnend.

Außer bei Teredo wurde eine Urniere bei den Muscheln auch

noch bei Cyclas gefunden, zunächst durch Ziegler. Die zwei Hauptbestandtheile sind ein feiner, flimmernder Kanal, der ins Innere führt, und ein sich daran ansetzender massiger Theil, der einen sehr großen Kern und zahlreiche Körnchen enthält. Durch einen sehr feinen Porus mündet dieser Theil nach außen. Diese Angaben lassen sich völlig mit meinen Befunden vereinbaren, zumal auch die Lage der Urniere bei Cyclas ungefähr mit derjenigen zusammenfällt, welche das Organ bei Dreissensia einnimmt (man vergleiche Ziegler's Fig. 16 mit meinen Bildern). Nur ist die Exkretzelle bedeutend angeschwollen. Etwas schwieriger ist die Deutung des Endapparates. Der flimmernde Kanal soll in einen kanalartigen Raum übergehen, der keine Flimmerung trägt und an seinem inneren Ende einen deutlichen Kern aufweist. Dieser Kern kann nur einer Endzelle angehören, welche die Flimmern trägt. Unklar bleiben mir nur die seitlich liegenden Klümpchen tingirbarer Substanz, die vielleicht Exkretprodukte darstellen. Ob sich die Urniere nach innen öffnet, weiß Ziegler nicht, entscheidet sich aber eher für das Gegentheil.

Auf diese Weise würde sich also Cyclas sehr wohl dem Typus der Urniere von Dreissensia anschließen lassen. Nun besitzen wir aber noch eine neuere Untersuchung über diesen Gegenstand, von Stauffacher, und hierdurch wird die Sachlage ungleich erschwert. Die Urniere von Cyclas ist hiernach ein sehr komplicirtes Gebilde, öffnet sich in das primäre Schizocöl und ist unpaar (nur auf der linken Seite). Alle Punkte widersprechen also dem Bau der Urniere, wie er für die Trochophoralarve Gültigkeit hat, und wie ich ihn in ähnlicher Weise für die Pulmonaten dargestellt habe. Auf Einzelheiten einzugehen, wäre zwecklos, da irgend welche tiefergehende Vergleiche unmöglich zu ziehen sind, und Bedenken gegen Stauffacher's Darstellung ohne eigene Kenntnis des betreffenden Objektes nicht erhoben werden können.

Ohne auf die gesammte Litteratur betreffs der bei den Mollusken als Urniere beschriebenen Gebilde nochmals einzugehen, wie ich es in einigen früheren Publikationen bereits gethan habe, will ich hier nur hervorheben, dass wir in der Urniere der Muscheltrochophora ein Gebilde vor uns haben, wie ich es als Grundtypus und Ausgangspunkt der Urniere der Pulmonaten dargestellt habe, ein einfaches Rohr mit einer Wimperzelle an der Spitze, aus dem sich dann einerseits die Urniere der Süßwasserpulmonaten, andererseits die der Landpulmonaten durch noch unbekannte Zwischenstadien ausgebildet hat. Ich verweise betreffs dieses Punktes auf meine diesbezüglichen

früheren Erörterungen Litteraturverzeichnis Nr. 67). Einen kleinen Nachtrag zur Litteratur will ich hier noch einfügen. In einer neueren Abhandlung von Vigurer über Thetys fimbriata wird ein zartes Organ mit feinem Kanal beschrieben und abgebildet, welches seiner Lage nach wohl einer Urniere entsprechen könnte, so dass also dann auch die Opisthobranchier dieses Organ aufweisen würden. Um übrigens nochmals auf das von Mazzarelli als Niere beschriebene Gebilde der Opisthobranchier zurückzukommen, will ich bemerken, dass auch Heymons nach einer persönlichen Mittheilung nicht durchaus auf seiner Deutung des Gebildes als Urniere bestehen will. Es waren Gründe rein theoretischer Natur, die ihn zu dieser Deutung Veranlassung gaben, nämlich die Unwahrscheinlichkeit einer ektodermalen Herkunft der definitiven Niere. Die Differenzen betreffs der Deutung dieses Gebildes dürften somit zu Gunsten der Beobachtungen Mazzarelli's beigelegt sein.

Wir kommen endlich zur Entwicklungsgeschichte der Urniere, ein Punkt, dessen Aufklärung sich recht bedeutende Schwierigkeiten in den Weg stellten. Denn es ist klar, dass ein so zartes Organ, welches in wohldifferenzirtem Zustande nur aus zwei Zellen besteht und hier oft noch recht schwer zu finden ist, in einem weniger oder gar völlig undifferenzirten Zustande kaum der Beobachtung zugänglich ist. Das jüngste mit aller Sicherheit von mir beobachtete Stadium ist das auf Fig. 87 abgebildete. Wir sehen hier in engem Zusammenhange mit dem Ektoderm drei Zellen mit ihren Kernen in das Innere des Körpers vorragen, einen cylindrischen Strang bildend. Beachtenswerth ist vor Allem, dass der eine Kern völlig terminal liegt (*tz*), und dass unmittelbar unter ihm ein enges Lumen (*lu*) in dem Strang auftritt. Eine direkte Weiterbildung dieser Anlage giebt uns Fig. 88. Der Strang hat sich weiter in die Länge gestreckt, das Lumen (*lu*) ist bedeutend erweitert, der terminale Kern (*tz*) noch weiter von den übrigen nach innen verschoben. Noch weit ausgeprägter ist dies auf dem Stadium von Fig. 89. Der terminale Kern steht jetzt bereits nur noch durch ein engeres Plasmarohr mit den übrigen Theilen in Verbindung, die ihrerseits stark verbreitert erscheinen. In diesem Sinne geht die Entwicklung nun stetig weiter, in Fig. 90 hat sich das Rohr noch weiter ausgezogen, wobei zugleich die bisher unregelmäßig vertheilten Hohlräume (*lu*) immer mehr die Form eines das Ganze durchziehenden engen Kanals annehmen. Wir haben schon längst erkannt, dass der untere verbreiterte Theil nichts Anderes darstellt, als das spätere Exkretionsrohr, der sich in

die Länge streckende mittlere Theil die sich verjüngende Membran und die terminale Zelle die Wimperzelle, welche die ersten Anzeichen ihrer späteren Bedeutung in Fig. 91 aufweist, wo die Ansatzstelle der Cilien sich als ein scharfer, dunkler Strich markirt, und selbst einige Cilien bereits bemerkbar sind. Der Übergang von Fig. 91 in den völlig ausgebildeten Zustand, wie ihn etwa Fig. 92 zeigt, vollzieht sich durch einfache Längsstreckung und Verschmälerung des ganzen Gebildes.

Auf die Zahl der Kerne bei den jüngeren Stadien muss ich nochmals kurz zurückkommen. Auf den Stadien von Figg. 87 und 88 sehen wir deutlich drei Kerne in der ganzen Anlage vorhanden, von denen der terminale der Wimperzelle entspricht und der mittlere der eigentlichen Exkretionszelle angehört (*ex*). Zweifelhafter ist das Schicksal des dritten Kernes. Er liegt in unmittelbarer Nähe des Ektoderms und ist später von den übrigen Kernen des Körperepithels nicht mehr zu unterscheiden (Figg. 89—91). Die Annahme einer dritten der Urniere zugehörigen Zelle stützt sich mithin nur auf die jüngsten Entwicklungsstadien.

Nach diesem Verlaufe der Entwicklung müssen wir in der Urniere durchaus ein Organ sehen, welches sich direkt aus der den jungen Organismus umkleidenden Zellenlage ableitet, d. h. dem Ektoderm. Nicht nur spricht dafür, dass stets, auch auf den jüngsten Stadien, ein inniger Zusammenhang der betreffenden Anlage mit demselben konstatirt werden konnte, auch die Fortentwicklung deutet aufs ungezwungenste eine derartige Entwicklung an. Es ist keine reguläre Einstülpung vorhanden, wohl aber ein stetiges Wachsthum von der Peripherie, dem Ort der Entstehung, nach innen gegen das Centrum hin, ein Process, der sich aufs engste an eine wirkliche Einstülpung anschließt und mit Leichtigkeit auf eine solche zurückzuführen ist. Auf noch jüngeren Stadien, als dem in Fig. 87 dargestellten, ist die Deutung austretender Urnierenzellen eine so gewagte, dass ihre Wiedergabe keine größere Beweiskraft in sich böte. Sicher ist aber, dass ich nie einen Zellenkomplex beobachten konnte, der sich etwa auf die Urnierenanlage beziehen ließe und der nicht in engem Zusammenhang mit dem Ektoderm gestanden hätte. Die Mesodermzellen sind auf diesen jüngsten Stadien so wenig zahlreich und zum großen Theile in die Bildung von Muskeln übergegangen, so dass ihre Kontrolle nur geringe Schwierigkeiten bietet.

Bei den übrigen Autoren finden wir meist eine direkte Ableitung der Urniere aus Mesodermzellen, so bei Hatschek von

Teredo, oder aber eine theils mesodermale, theils ektodermale, so bei Stauffacher von Cyclas. Ähnliche Gegensätze finden sich auch in den Angaben der Entstehung der Pulmonaten-Urniere, die ohne erneute Untersuchungen nicht gelöst werden können. Auch in Nekrassov's kurzer Mittheilung vermag ich keine Förderung dieser Frage zu finden, da sich darin nicht erkennen lässt, wie weitgehend die eigenen Studien des Verfassers betreffs dieser Verhältnisse sind. Hervorheben möchte ich aber die Übereinstimmung in der Entwicklung der Urniere der beiden von mir genau untersuchten Formen, von Limax maximus und Dreissensia polymorpha, welche beide eine wohl differenzirte, rein ektodermale Anlage aufweisen. Leider vermochte ich dieser Frage bei den Süßwasserpulmonaten nicht die gleiche Aufmerksamkeit zuzuwenden, so dass wir für diese zur völligen Klärung erneute Untersuchungen abwarten müssen.

5. Muskelsystem.

Innerhalb des Muskelsystems haben wir streng zu scheiden ein larvales von dem definitiven der ausgebildeten Muschel. In ihrer zeitlichen Anlage sind beide nicht durchaus streng geschieden, sie funktioniren sogar theilweise gleichzeitig neben einander. Ich bezeichne desshalb als rein larvale Muskeln nur solche, die allein während der Larvenperiode thätig sind und mit der Umwandlung der Larve in die Muschel ihre Thätigkeit einbüßen, mithin resorbirt werden.

a. Larvales Muskelsystem.

Das larvale Muskelsystem besteht typisch aus drei Zügen jederseits, die ich als dorsalen, medialen und ventralen Retraktormuskel unterscheiden will. Ihre Anordnung ist die folgende (vgl. hierzu die Figg. 49—54 auf Taf. V). Die Ursprungsstelle sämmtlicher drei Muskelbündel liegt an der hinteren Dorsalseite, rechts und links an das Schalenhäutchen sich festheftend. In ihrem Verlaufe nach vorn divergiren sie stark, und so kommt es, dass ihre Insertionsstellen weit aus einander liegen, ganz im Gegensatze zum Ursprunge. Der dorsale Retraktormuskel *dr* verläuft jederseits längs der Dorsallinie des Körpers und sendet seine Faserbündel, die oft in mehrere selbständige Bündel zerfallen, an die obere und hintere Velarregion. Neben den Hauptmuskelbündeln ist namentlich ein fast stets vorhandener kleiner, ganz dorsal gelegener Zweig zu beobachten, der dicht unter dem vorderen Schließmuskel gleichfalls in das Velum zieht.

Innerhalb des Velums zerspleißen sich die einzelnen Muskelfasern in feine Fibrillen, die sich an der Wand des Velums befestigen (Fig. 55). Der mediale Retraktormuskel (*mr*) entspringt dicht neben dem dorsalen, er zieht direkt nach vorn, die Schale ziemlich genau in eine obere und untere Hälfte theilend, und inserirt in der vorderen und unteren Velarregion. Auch er spaltet sich oft in mehrere Muskelbündel, von denen ein hinteres namentlich die Scheitelplatte umzieht und sich in ihrer Umgebung festheftet, während die übrigen in derselben Weise sich im vorderen Theile des Velums verästeln. Während diese beide Muskelsysteme eine etwa gleich starke Entwicklung zeigen, ist der dritte hierher gehörige Muskel, der ventrale Retraktormuskel (*vr*), bedeutend schmächtiger von Ansehen. Seine Ursprungsstelle liegt wiederum derjenigen der beiden ersten sehr genähert, sodann aber zieht er in schräger, stark geneigter Richtung nach unten und vorn, um sich vor dem Enddarme jederseits an den Mantelfalten festzuheften. Er besteht in der Regel nur aus einem einzigen Faserzuge.

Die Funktion dieser Muskelsysteme ergiebt sich unmittelbar aus ihren Insertionsstellen. Wie ich durch den Namen schon andeutete, dienen sie alle dazu, die einzelnen Körpertheile der Larve in die schützende Schale zurückzuziehen, und zwar übernehmen diese Thätigkeit dorsaler und medialer Retraktormuskel für das Velum, der ventrale dagegen für die um den After gelegenen Partien, die einen Wimperbüschel tragen und oft weit über die Schale hinaus vorgestreckt werden können. Dieses mächtig entwickelte Muskelsystem erklärt zur Genüge die außerordentliche Kontraktilität der Larve. Beim Einziehen des Velums werden stets zuerst die vorderen Partien des Velums eingezogen, die medianen Theile mit der Scheitelplatte voran, die seitlichen mit dem eigentlichen Wimperapparate in einer Art von Umrollung nachfolgend (vgl. Fig. 98). Ein Erschlaffen der Muskeln verursacht oder ermöglicht wenigstens mit dem Öffnen der Schale ein erneutes Vortreiben des Velums, welches wohl im Wesentlichen durch einfaches Einströmen der Leibesflüssigkeit hervorgerufen wird.

Betreffs der Entwicklungsgeschichte dieser Muskeln kann ich mich kurz fassen, sie entstehen aus den Elementen des zweiten Somatoblasten und der übrigen Mesenchymgebilde. Auf recht jungen Stadien sieht man die betreffenden Zellen bereits ihre charakteristische Lagerung annehmen, entsprechend den drei Muskelsystemen (Fig. 49), dieselben wachsen mit der Larve selbst schnell heran (Fig. 50) und gehen endlich in ihre definitive Gestalt über (Figg. 51—54).

Wenn die freischwärmende Larve sich dem Zeitpunkte des Festheftens nähert, beginnen die Retraktormuskeln sich zurückzubilden. Zuerst verschwindet der stets schwächere, ventrale Retraktormuskel (Fig. 56), sodann nehmen auch die beiden übrigen schnell an Umfang ab, auf Fig. 57, einem Stadium, welches sich gerade festgeheftet hat und im Begriff steht, das Velum abzuwerfen, ist keine Spur mehr von ihnen vorhanden.

Von diesen so eben beschriebenen Retraktoren wurden bis jetzt stets nur die beiden stärkeren beobachtet, so von Lovén, der sie Levatores veli nannte, so von Korschelt bei Dreissensia, weiter von Horst bei Ostrea, der aber deutlich in seiner Fig. 16 den dritten Muskel angiebt, und endlich von Hatschek bei Teredo. Auf einige Punkte der letzteren Darstellung muss ich etwas näher eingehen. Hatschek giebt von den beiden Retraktormuskeln an, dass sie je in zwei Partien zerfallen, von denen die eine die Retraktion des Velums besorgt, die zweite aber das Schließen der Schale. Ich muss dagegen bemerken, dass mir nie eine Inserirung der Muskelfasern an den Seitenrändern der Schale zu Gesichte gekommen ist, dass vielmehr sämmtliche Fasern bis hinauf in das Velum zogen, wie ja auch meine sämmtlichen Figuren darlegen. Der Verschluss der Schale erfolgt stets durch den vorderen Schließmuskel, von dessen früher Anlage freilich Hatschek nichts erwähnt. Auf seinen Figuren Taf. II, Figg. 21, 22, 24) ist dagegen diese Muskelanlage sehr wohl zu erkennen. Übrigens erwähnt Hatschek an einer Stelle einige kurze, transversale Muskelfasern, »die vom Hinterende der Mesodermstreifen in die Gegend des Schlossrandes ziehen«, sie entsprechen ohne Zweifel den von mir als ventral bezeichneten Retraktormuskeln.

Bei den Unioniden ist das larvale Muskelsystem in Folge der durchaus abweichenden Glochidiumlarve ein völlig anderes. Ob die Myocytenstränge Lillie's (Strangzellen der Autoren) mit den Retraktormuskeln der Trochophoralarve verglichen werden können, ist schwer zu entscheiden, sicher ist dagegen eine Neubildung der Glochidiumlarve der larvale Adductormuskel. Über sein Verhältnis zur Trochophoralarve haben wir oben bereits eingehend gehandelt.

b. Definitives Muskelsystem.

In das so eben beschriebene larvale Muskelsystem schiebt sich nun zeitlich wie örtlich ein zweites ein, welches der Organisation der erwachsenen Muschel entspricht. Auch hier haben wir drei Systeme zu unterscheiden, vorderen Schließmuskel, hinteren Schließ-

muskel und Retraktor des Fußes. So weit sich ihr Ursprung schärfer verfolgen lässt, leiten sie sich von zerstreuten Mesenchymzellen ab, die sich an der betreffenden Stelle strangförmig anordnen, fibrillären Bau annehmen und schließlich ein Muskelbündel bilden.

Der vordere Schließmuskel legt sich zeitlich zuerst an. Seine Anlage fällt zusammen mit derjenigen der drei larvalen Muskeln. Bereits auf Fig. 49 sehen wir ihn in etwas vorgeschrittener Entwicklung an seiner späteren Stelle, etwas hinter dem Dorsalrande des Velums gelegen (*vs*). Später kommt er in der oben bereits geschilderten Weise in die Nähe des Mundes zu liegen, wobei er häufig in mehrere Bündel zerfällt (Fig. 58 *vs*). Eine Anschauung von seinem Faserverlaufe giebt der Frontalschnitt von Fig. 101. Seine Funktion besteht natürlich im Öffnen und Schließen der beiden Schalenklappen.

Die frühe Anlage des vorderen Schließmuskels wird für die meisten bisher beschriebenen Formen angegeben, selbst für die, bei welchen er später wieder völlig zu Gunsten des hinteren unterdrückt wird. Vor dem hinteren Schließmuskel findet die Anlage des vorderen statt bei verschiedenen Muscheln nach Lovén, bei Ostrea nach Jackson und Horst, bei Dreissensia nach Korschelt, bei Yoldia und Nucula nach Drew. Eine Ausnahme scheint Cyclas nach Ziegler zu machen, wo umgekehrt der hintere Schließmuskel sich vor dem vorderen anlegt. Die Unioniden verhalten sich nach F. Schmidt und Braun ähnlich, hier liegt an der Stelle des vorderen Schließmuskels zunächst noch der larvale Adductormuskel, und erst nach dessen Zerfall kann sich an derselben Stelle der vordere Schließmuskel neu bilden.

Ganz dieselbe Funktion wie der vordere Schließmuskel erfüllt auch der hintere, doch tritt er, wie schon erwähnt, erst viel später auf, und zwar etwa zwischen dem Stadium von Fig. 54 und 56. Auch er (*hs*) stellt einen einfachen Strang von Muskelfasern dar, die quer von einer Schalenklappe zur anderen ziehen, wie es etwa Fig. 99 auf Taf. VIII darstellt. Er liegt hinter dem Visceralganglion (Fig. 56), vor und über dem Enddarme (Fig. 99), und kann später ebenfalls in mehrere, etwas selbständigere Bündel zerfallen (Fig. 59).

Es bleibt uns endlich noch der Retraktormuskel des Fußes zu betrachten übrig. Derselbe entsteht zuletzt von allen Systemen und zwar dadurch, dass sich Muskelzellen an die hintere Schalenseite jederseits festhefteten und von hier konvergirend den Enddarm umfassend nach der Basis des Fußes hinziehen (Fig. 100 *rf*). Diese Fig. 100 entspricht etwa einem Stadium, wie es Fig. 56 darstellt, wo

wir die Muskelfasern (*vf*) in der in Fig. 100 längs getroffenen Richtung verlaufen sehen. Bald nimmt dieses Muskelsystem an Mächtigkeit ganz bedeutend zu (Figg. 57, 58), ja es übertrifft schließlich alle anderen an Umfang (Fig. 59). Seine Funktion besteht in Vor- und Zurückziehen des Fußes, seine Mächtigkeit erklärt die außerordentlich starke Beweglichkeit des Fußes, die freilich durch die Kontraktilität der vorderen Fußspitze nicht unwesentlich erhöht wird.

Kaum ein anderes Organsystem als das Muskelsystem zeigt uns deutlicher den Gegensatz von Larvenorganisation und erwachsenem Thiere. Das eine System wird durch ein anderes mit dem Wechsel von Gestalt, Bedürfnissen und Lebensweise ersetzt. Aber nur theilweise — Theile des einen Systems greifen nöthigenfalls unterstützend in das andere ein. Die Thätigkeit der larvalen Retraktoren wird erst vervollkommnet durch die korrespondirende Thätigkeit des vorderen Schließmuskels, der die zurückgezogenen Organe erst völlig gegen die schädliche Umgebung abzuschließen vermag. Eine derartige Wechselwirkung hat naturgemäß starke Verschiebungen der zeitlichen Anlagen zur Folge, und daraus erklärt sich die so außerordentlich frühe Anlage des vorderen Schließmuskels. Doch wir wollen zunächst in unserer Schilderung der einzelnen Organe fortfahren, am Schlusse werde ich auf diese theoretischen Fragen im Zusammenhange eingehen.

6. Nervensystem und Sinnesorgane.

In der Regel besitzen die Lamellibranchiaten drei Paare von Ganglien, ein Cerebral-, Pedal- und Visceralganglion, die unter einander durch lange Kommissuren verbunden sind. Entwicklungsgeschichtlich legen sie sich sämmtlich getrennt von einander an, nur das Gemeinsame zeigend, dass sie alle dem Ektoderm entstammen, während im Übrigen die Vorgänge bei ihrer Entwicklung recht verschieden von einander sind.

Das Cerebralganglion, welches wir hier zuerst betrachten wollen, ist seiner Genese nach aufs engste mit einem larvalen Sinnesorgane, der Scheitelplatte, verknüpft. Wir müssen desshalb zunächst etwas genauer auf diese selbst eingehen. Sie liegt genau in der mittleren Längslinie des Velums, etwas nach vorn und unten verschoben. Schon sehr frühzeitig beginnt sich ihre Anwesenheit bemerkbar zu machen durch das Auftreten eines zarten Cilienbündels (Figg. 68—70 *sp*), dem bald auch eine starke Verdickung des Epithels gegenüber den sich abflachenden Velarzellen folgt (Figg. 102, 130 *sp*). Die Zahl der

Cilien ist auf den älteren Stadien stets eine recht beträchtliche, wie sie auch von Mytilus durch Barrois und von Yoldia durch Drew beschrieben wurden. Hatschek giebt dagegen die Zahl der Scheitelcilien für Teredo auf drei an, zwei schwächere und eine stärkere, die immerhin vielleicht ebenfalls aus Bündeln zarterer Cilien zusammengesetzt sind. Horst erwähnt sie von Ostrea überhaupt nicht. Der Zellenhaufen der Scheitelplatte nimmt schnell an Umfang zu (Fig. 103), an seiner Oberfläche ist er von dem Pigment, welches die ganze obere Seite des Velums bedeckt, fast oder völlig frei. Der Wimperbüschel liegt schon jetzt nicht mehr genau central, sondern er verschiebt sich in die hintere Hälfte der Scheitelplatte. Mit dieser Verschiebung des Wimperbüschels erfolgt zugleich eine Veränderung des vorderen Theiles der Scheitelplatte. Die Kerne derselben ziehen sich nämlich von der Oberfläche zurück und lassen so eine feinkörnige, kernfreie, obere Schicht hervortreten, die sich bald zu einer Grube vertieft (Fig. 104—106 *sg*). Weiterhin löst sich von dem Grunde eben dieser zuletzt geschilderten Scheitelgrube eine mächtige Zellenschicht los, in welcher die erste Anlage des Cerebralganglions zu sehen ist (Fig. 105 *cg*). Die einfache Scheitelplatte ist so zu einem äußerst komplicirten Gebilde geworden (Figg. 104, 105), sich zusammensetzend aus dem Reste des cilientragenden, hinteren Theiles (*sp*), aus der vorderen Scheitelgrube (*sg*) und aus dem sich abschnürenden Cerebralganglion (*cg*). Von diesen drei Theilen wird der erstere völlig aufgelöst und abgeworfen, der feste Verband seiner Zellen lockert sich sehr bald (Fig. 105), die Cilien verlieren an Umfang und fallen ab. Die beiden letzteren Theile sind bleibende Gebilde, die in ihrer Entwicklung zunächst noch einen innigen Verband zeigen, später aber völlig verschiedene Wege einschlagen. Eine Reihe von Querschnitten auf einander folgender Stadien mag uns diese Verhältnisse näher erläutern. Auf dem jüngeren Stadium von Fig. 107 ist die Scheitelgrube noch mäßig vertieft, ihre feinkörnige, pigmentfreie oberflächliche Schicht tritt klar hervor. An dieselbe schließt sich eine mächtige Kernmasse an, die nach unten in zwei Zipfel ausgezogen ist und in ihrem Inneren ebenfalls eine kernfreie, feinfaserige Substanz erkennen lassen. Wir haben hierin das spätere Cerebralganglion mit seiner Fasersubstanz vor uns. Das nächstfolgende Stadium von Fig. 108 zeigt uns alle diese Theile bereits weit schärfer differenzirt. Die oberflächliche Grube hat sich vertieft, sie ist im Inneren von einem feinen Saume ausgekleidet, den ich für einen Wimperbesatz halten möchte, wenn es mir auch selbst mit den

stärksten Vergrößerungen nicht gelang, denselben in seine Bestandtheile aufzulösen. Die Kerne in der Umgebung dieser Grube ordnen sich regelmäßig zu einem Epithele an, während die nach innen davon liegende Kernmasse des Cerebralganglions deutlich durch eine Trennungslinie, die übrigens auch schon auf Fig. 107 angedeutet ist, von denselben geschieden ist. In der Cerebralganglienanlage (*cg*) selbst zeigt die Fasersubstanz eine beträchtliche Massenzunahme. In Fig. 109 ist die Sonderung der beiden Theile bis auf die unterste Berührungsstelle vollzogen. Die Scheitelgrube hat sich sehr vertieft, ihr inneres Lumen mit dem zarten Saume tritt deutlich hervor, ihr Epithel ist regelmäßig einschichtig angeordnet. Die an den Seiten der Scheitelgrube bisher noch fast an das Dach des Velums heranreichenden Zellenmassen des Cerebralganglions haben sich weit ins Innere zurückgezogen und in Fig. 110 endlich ist die Loslösung des Ganglions vollendet. Schon während der Abschnürung legen sich die beiden Hälften des Cerebralganglions allmählich immer dichter dem Ösophagus an, und nach derselben haben sie fast völlig ihre definitive Lage auf der Dorsalseite desselben eingenommen. Das Cerebralganglion ist somit fertig ausgebildet, es entsteht dadurch, dass es sich in seiner Gesammtheit, d. h. mit beiden Ganglienhälften wie Kommissur, einheitlich und in kontinuirlichem Zusammenhange von seinem Mutterboden loslöst; ich hebe dies besonders hervor im Gegensatz zu den übrigen Ganglien.

Die Beobachtungen über die Umbildung der Scheitelplatte in das Cerebralganglion sind nur spärlich. Hatschek hat bei Teredo zwar die Zweitheilung derselben in zwei nach innen verlaufende Zipfel beobachtet, dessgleichen die Loslösung des Ganglions selbst unter Abspaltung einer an der Oberfläche verbleibenden Epithelplatte, giebt jedoch keine weiteren Details dieser komplicirten Vorgänge. Horst spricht bei Ostrea von einer Zweitheilung der Scheitelplatte durch eine oberflächlich gelegene Grube (Scheitelgrube?), geht aber im Einzelnen ebenfalls nicht näher darauf ein. Bei der so stark abweichenden Larvenform von Yoldia limatula beschreibt Drew auf den jüngeren Stadien einen weniger engen Zusammenhang von Scheitelplatte und Cerebralganglienanlage. Erst später treten die zu beiden Seiten der Scheitelplatte auswandernden Ganglienzellen mit derselben in Berührung, vertiefen sich jederseits zu einer Grube, die nach außen in eine gemeinsame Einsenkung übergehen, und bilden endlich ihre innere Masse zu dem kompakten Ganglion um. Bei Nucula dagegen sind nach demselben Autor Scheitelplatte und Ganglienanlage untrennbar

vereinigt, die Ausbildung einer grubenförmigen Einsenkung unterbleibt hier. Bei Cyclas ist nach Ziegler mit der Rückbildung des Velums auch die Scheitelplatte reducirt, das Cerebralganglion geht einfach aus einer paarigen Ektodermverdickung über der Mundöffnung hervor. Ähnlich verhalten sich die Unioniden nach F. Schmidt.

Bei Proneomenia nimmt nach Giard die Scheitelplatte gar keinen Antheil an der Bildung des Cerebralganglions, dieses entsteht unabhängig davon aus zwei seitlich vom larvalen Stomodäum sich einsenkenden Zellenhaufen, die freilich auch noch andere Theile der Larve liefern sollen. Auf die Prosobranchier und Gastropoden komme ich weiter unten zu sprechen.

Wir müssen nun nochmals zu dem Theile der Scheitelplatte zurückkehren, den wir auf dem Stadium von Fig. 109 als eine tief eingesenkte Grube (*sg*) verließen. Die weiteren Veränderungen derselben sind zunächst noch gering, sie bestehen im Wesentlichen nur in einer Verdickung des Wandepithels, welches stark mehrschichtig wird (Fig. 110 *sg*). Ihr inneres Lumen stellt einen kurzen, schmalen, in die Längsrichtung des ganzen Velums gestellten Spalt dar, der je nach dem Zustande des Velums bald frei an der Oberfläche liegt (Figg. 108, 109), bald tief ins Innere versenkt erscheint (Fig. 110).

Was die Bedeutung dieses Organs auf den jüngeren Stadien anlangt, so kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass dasselbe ein Sinnesorgan darstellt, welches weit wirksamer sein muss als der schon früh sich auflösende cilientragende Theil der Scheitelplatte. Durch den engen Spalt ist die innere Fläche der Grube in steter Berührung mit dem umgebenden Wasser, der zarte Saum mag den Reiz übermitteln.

Höchst merkwürdig und interessant ist nun das weitere Schicksal dieser Scheitelgrube. Dieselbe geht nicht zu Grunde, sondern wird beim Aufbau des Körpers der erwachsenen Muschel verbraucht, sie bildet sich um zu den Mundlappen. Es ist dies um so überraschender, als man letzteren jetzt allgemein weniger die Funktion eines Sinnesorgans als vielmehr eines Strudelapparates zum Herbeischaffen der Nahrung zuschreibt. Die Umwandlungen, welche die Sinnesgrube in die Mundlappen überführen, habe ich in den Figg. 168—173 auf Taf. XIII dargestellt, sie hängen eng zusammen mit der Reduktion des Velums beim Festheften der Larve. Wenn nämlich das Velum zusammenschrumpft und eine zerlappte Form annimmt (Fig. 168 *v*), erweitert sich zunächst der Spalt der Scheitelgrube. Diese Erweiterung nimmt nach dem Abwerfen des Velums und nach dem Festheften

der Larve stark zu (Fig. 169), die seitlichen Partien der Scheitelgrube verschieben sich nach den beiden Seiten und ventralwärts und kommen so zu beiden Seiten des Mundes zu liegen (Fig. 170 *ml*).

Diese Veränderungen werden uns noch klarer werden durch die Betrachtung einiger Totalfiguren. Mit dem Zusammenrücken von Mund und vorderem Schließmuskel in Folge des Zusammenschrumpfens des Velums erleidet auch die Scheitelgrube eine Verlagerung nach vorn und unten, so dass sie unmittelbar über den Mund zu liegen kommt. Fig. 57 auf Taf. V erläutert dies zur Genüge. Wir sehen zwischen den Resten des Velums zu oberst eine zusammengeschrumpfte Zellenmasse liegen, die hinteren Theile der ursprünglichen Scheitelplatte, es folgt sodann nach unten hin das Cerebralganglion (*cg*), und endlich zu unterst eine kugelige Zellenmasse (*sg*), die nichts Anderes darstellt als die nach vorn verschobene Scheitelgrube. Diese Verschiebung schreitet nun weiter vorwärts, wobei die in Folge der oben erwähnten Verbreiterung der Scheitelgrube nunmehr seitlich liegenden Zellplatten zapfenförmig auswachsen (Figg. 58, 171 *ml*), und so der Gestalt der Mundlappen sich bereits sehr bedeutend nähern. Während der ursprünglich zarte Saum der Scheitelgrube verloren zu gehen scheint, bildet sich jetzt ein neuer, kräftiger Cilienbesatz aus (Figg. 171, 173), welcher später beibehalten wird.

Noch weit mehr tritt die typische Gestalt des Mundlappens in Fig. 59 auf Taf. V hervor, er hat sich jetzt bereits bis weit nach hinten gegen die Kiemenblättchen ausgedehnt. Zwei Sagittalschnitte mögen nochmals die Lagebeziehungen zwischen Scheitelgrube und Mundlappen veranschaulichen. Auf dem Schnitt von Fig. 172 auf Taf. XIII sehen wir den vorderen Theil einer sich eben festsetzenden Larve im Medianschnitt dargestellt. Derselbe entspricht ziemlich genau dem Stadium von Fig. 57 auf Taf. V. Wir sehen zunächst allenthalben Theile des zerfallenden Velums (*v*), desgleichen des sich ebenfalls auflösenden vorderen Mundkegels. Über dem letzteren liegt nun eine sehr dicke Zellenplatte (*sg*), welche nichts Anderes darstellt als die ausgebreitete Scheitelgrube, sehr deutlich ist noch die ursprüngliche Lage des Cerebralganglions zu seinem Mutterboden zu erkennen, und dieselbe lässt sich selbst noch auf einem weit späteren Stadium erkennen (Fig. 173), der ganze Komplex hat hier nur die volle Verschiebung nach vorn und unten bereits durchgemacht (vgl. Figg. 57, 58 und 59). Diese Bildungen stellen natürlich zunächst nur den äußeren Mundlappen dar. Wenn ich dann noch hinzufüge, dass der innere Mundlappen durch ein Auswachsen an der hinteren und

inneren Seite des äußeren zu Stande kommt, so ist der ganze Apparat hiermit im Wesentlichen ausgebildet, hervorgegangen in seiner Gesammtheit aus einem larvalen Sinnesorgane. So verschieden beide Gebilde zunächst auch erscheinen, der Process der Ausbreitung der Scheitelgrube und der Verschiebung ihrer beiden Hälften nach den Seiten und hinten genügt, um sie aufs engste zu verknüpfen. Mögen also immerhin auch die morphologischen Verhältnisse einer Deutung dieser Gebilde als Sinnesorgane weniger günstig sein, jedenfalls weist ihre Entwicklungsgeschichte durchaus auf eine ursprüngliche derartige Funktion hin, mag dieselbe auch im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren gegangen sein.

Von Interesse ist ein Vergleich dieser Gebilde mit ähnlichen Organen bei den Pulmonaten. Freilich sind die Verhältnisse hier sehr stark modificirt, aber trotzdem glaube ich, dass Vergleichspunkte sich herausfinden lassen. Die Gebilde, welche bei den Pulmonaten in Betracht kämen, wären Cerebralganglien, Cerebraltuben, Tentakel und Mundlappen. Die Embryonalanlagen aller dieser Theile fassen P. und F. Sarasin als Sinnespfannen zusammen und setzen sie dem Velum homolog. Ich kann mich dieser Ansicht nicht völlig anschließen, und muss damit auch der Auffassung mancher anderer Autoren entgegentreten. Denn auch Conklin leitet bei einem Prosobranchier die Tentakel aus dem präoralen Velarrande ab. Wir dürfen vielmehr diese Gebilde, und hierin neige ich eher der Auffassung F. Schmidt's zu, nur als Homologa der Scheitelplatte, resp. der denselben entsprechenden Körperpartien betrachten, nicht des Velums. Denn dieses ist ein vergängliches Larvenorgan, welches abgeworfen und nicht weiter zum Aufbau des Körpers verwandt wird. Wir können uns sehr wohl denken, dass die Scheitelplatte bei Reduktion des Velums sich eng dem oberen Mundrande anlegte, ja selbst an den Seitenrändern desselben hinabzog, wir erhalten dann völlig die Verhältnisse der Pulmonaten, wo aus den oberen Theilen Cerebralganglien und Cerebraltuben hervorgehen, aus den unteren, die unmittelbar über und seitlich vom Munde liegen, der Tentakelapparat. Im Einzelnen freilich, in der speciellen Differenzirung, sind die Homologien noch nicht mit Sicherheit zu ziehen, ob z. B. die Cerebraltuben vielleicht Theilen der Scheitelgrube entsprechen. Sehr wahrscheinlich erscheint es mir jedenfalls, dass die Höcker, aus denen bei den Pulmonaten die Tentakel hervorgehen, zum mindesten Theilen der Scheitelgrube homolog sind, nimmt doch letztere bei ihrer Umwandlung in die Mundlappen ganz die gleiche Lage seitlich vom Munde ein. Es

würden also dann die Mundlappen der Lamellibranchiaten dem Tentakelapparat der Gastropoden gleichzusetzen sein, eine sicherere Begründung freilich dieser Ansicht kann nur durch erneute Untersuchungen an Zwischenformen gewonnen werden.

Sehr stark modificirt scheinen die Verhältnisse bei Cyclas zu sein, von den Unioniden ganz zu schweigen. Hier, bei Cyclas, dehnen sich nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Ziegler und F. Schmidt die Partien, welche die Mundlappen liefern, nicht nur an den Seiten des Mundes aus, sondern sie verwachsen sogar auf der Unterseite desselben in der Medianlinie, so dass eine Art bewimperter Ring entsteht, aus dem sich dann direkt durch Spaltung die vier Mundlappen differenziren. Ich muss diese Erscheinung für einen sehr stark abgekürzten und direkten Entwicklungsgang halten.

Wir wollen nunmehr in der Betrachtung des Nervensystems weiter fortfahren. Die Vorgänge, welche zur Bildung des Pedalganglions führen, sind durchaus anderer Art. Schon wiederholt wurde die Umwandlung der Ventralseite in den Fuß eingehender erörtert. Die ersten Anlagen des Pedalganglions treten auf dem, durch die beiden Mantelfalten als länglichen Wulst hervorgehobenen, mittleren Körpertheile der Ventralseite auf, etwa zur Zeit des Stadiums von Fig. 52 (*pg*) auf Taf. V. Sie bilden zunächst zwei schwache, symmetrisch zur Mittellinie gelegene Ektodermverdickungen (Fig. 111 *pg*), schwellen aber bald an und bilden sodann zwei mächtige Wülste, die sich in der Mittellinie berühren, aber nie zunächst verschmelzen (Fig. 112 *pg*). Mit der weiteren Ausbildung dieser Verdickung ist eine eigenthümliche Erscheinung verknüpft, die unregelmäßige Wucherung geht in eine Art Einstülpung über. Nicht nur, dass sich eine kleinere Einsenkung thatsächlich vorübergehend zeigt (Fig. 113), auch die Kerne der ganzen Anlage ordnen sich völlig entsprechend einer Einstülpung an. Ein tief einschneidendes Lumen kommt nie zu Stande, seine Stelle nimmt feinkörniges, kernloses Plasma ein, das die spätere Punktsubstanz des Ganglions liefert. Das Ganze stellt eine Zwischenstufe zwischen unregelmäßiger Wucherung und einer regelrechten Einstülpung dar, am besten ist es wohl mit einer sich krümmenden, dicken Platte zu vergleichen. In der Mittellinie legen sich beide Hälften dicht an einander, immer noch ohne zunächst zu verschmelzen (Fig. 113). Die weiteren Vorgänge führen endlich zur Abschnürung der ganzen Anlage. Die einwärts gekrümmte Platte verengt sich sehr stark an ihrer äußeren Ansatzstelle, die Falte wird dadurch bedeutend erhöht, die Ansatzstelle immer mehr verdünnt (Fig. 114), bis sich

dieselbe gänzlich loslöst, so dass alsdann zwei getrennte Ganglienhaufen im Inneren des Fußes liegen, zusammengesetzt aus einer mehrschichtigen Zellenlage, die zu innerst die Fasersubstanz einschließt. Erst dann beginnt die Verschmelzung der beiderseitigen Ganglienhälften einzutreten, die Fasersubstanz der einen Hälfte verbindet sich direkt mit derjenigen der gegenüberliegenden, es entsteht auf diese Weise die Querkommissur (Fig. 115). Während also bei dem Cerebralganglion das ganze Ganglion sammt Kommissur einheitlich sich anlegte, entstehen hier die einzelnen Theile getrennt von einander und vereinigen sich erst nachträglich.

Auffallenderweise leitet Hatschek bei Teredo das Pedalganglion aus einer medianen, unpaaren Verdickung ab, die vielleicht sogar einer Einstülpung entsprechen könnte, wie er aus einer in der Mitte liegenden Linie schließen zu müssen glaubt. Diese Linie ist thatsächlich vorhanden, sie hat aber nichts mit einer Einstülpung zu thun, sondern stellt die mediane Trennungslinie beider Hälften dar (vgl. Figg. 55 und 113). Die Loslösung der Anlage durch Einschiebung von Mesodermzellen beschreibt er im Wesentlichen richtig, nur stellt diese Zellenmasse, wie oben bereits ausgeführt, die Mesenchym-Muskelanlage des Fußes nebst der Byssusdrüsenanlage dar, die thatsächlich sehr stark das Ganglion nach innen drängen, abgesehen natürlich von der in seiner Entwicklungstendenz liegenden Eigenbewegung.

Die übrigen Angaben über andere Formen sind größtentheils weniger bestimmt. Horst bildet die Pedalganglionanlage für Ostrea sehr klar ab, ist aber zweifelhaft, ob er sie wirklich in dem beschriebenen Gebilde vor sich habe, was sicherlich der Fall ist. Weniger klar erscheint mir die Darstellung Woodward's, wenn sie auch einige Punkte zweifelsohne richtig stellt.

Kurz beschrieben hat endlich Korschelt die Pedalganglienanlage von Dreissensia auf einer einfachen Figur, und weiter Drew dieselbe für Yoldia und Nucula aus einer Ektodermverdickung abgeleitet.

Ausführlicher sind wieder die Beobachtungen Ziegler's an Cyclas. Hier soll die Entwicklung des Pedalganglions in enger Beziehung zur Ausbildung der Byssusdrüse stehen. Das Wichtigste in dieser Darstellung ist, dass wir auch hier eine paarige ektodermale Wucherung vor uns haben, die Details derselben sind mir nicht völlig klar geworden. Jedenfalls glaube ich kaum, dass die »großen Zellen der Byssusdrüsenanlage« auch zugleich die Anlage des Ganglions enthalten, dass es sich hier vielmehr, ganz wie bei Dreissensia, nur

um eine räumliche Anlagerung handelt, während die eigentliche Wucherungsstelle entweder unmittelbar neben der Byssusdrüsenanlage liegt, oder zeitlich vor ihr dieser Process an nahezu derselben Stelle stattgefunden hat. Ein Vergleich der Figg. 15, 20 und 21 Ziegler's rechtfertigt durchaus eine derartige Deutung, die ich in gleicher Weise auf die Beobachtungen F. Schmidt's bei den Unioniden anwenden muss, wo ebenfalls enge Beziehungen von Pedalganglion und Byssusdrüse bestehen sollen. Auch hier wird es sich nur um dichte Anlagerung, keinen inneren Zusammenhang handeln.

Die Entstehung des Visceralganglions ist weitaus am schwierigsten zu beobachten, da der Ort der Entstehung fortwährenden Lageverschiebungen ausgesetzt ist. Die erste Anlage besitzt eine höchst merkwürdige Beziehung zur Pedalganglienanlage, indem dieselbe nämlich direkt hinter der letzteren aus einer zweiten, ebenfalls paarigen Wucherung der Ventralseite hervorgeht (Fig. 116 *vg*). Es ist nicht zu leugnen, dass die Ähnlichkeit dieses Stadiums mit einem sich von der Ventralseite loslösenden Bauchstrange« eine recht auffallende ist, doch sehr bald beginnt dieselbe sich völlig zu verwischen, und zwar durch Ausbildung der hinteren Fußfurche. Dieselbe schneidet genau in der Trennungslinie zwischen Pedal- und Visceralganglion ein und entfernt auf diese Weise beide Anlagen sehr schnell von einander. Das Pedalganglion behält seine Lage im Großen und Ganzen bei, das Visceralganglion dagegen wird nach hinten gedrängt und kommt so allmählich in den von dem Fuße durch die tiefe hintere Fußfurche getrennten hinteren Körpertheil zu liegen (Figg. 53, 54, 56 *vg*). Es liegt hier zunächst unmittelbar der Ventralseite des Darmes an, später schiebt sich zwischen diese beiden der hintere Schließmuskel ein, so dass alsdann das Ganglion direkt auf den Muskel zu liegen kommt (Figg. 58, 59).

Inzwischen haben sich auch die histologischen Differenzirungen innerhalb des Ganglions vollzogen. Die starken Zellwucherungen zu beiden Seiten des Körpers wachsen auf einander zu (Fig. 116 *vg*) und bilden so die Kommissur, die sich freilich zum Theil auch direkt aus dem Ektoderm herauszubilden scheint. Auf gewissen, etwas älteren Stadien (Fig. 117) ist wenigstens eine Trennung von Ektoderm und Ganglion nicht festzustellen, während freilich die seitlichen Wucherungen die weitaus stärksten sind. Die weitere Ausbildung besteht nun in einer einfachen Loslösung dieser Zellenmassen und der Differenzirung von Fasersubstanz im Inneren, wodurch wir dann endlich das fertige Bild des Visceralganglions, wie es uns Fig. 118

zeigt, erhalten. Das äußere Körperepithel (*ep*), dem das Ganglion dicht anliegt, ist nun im Vergleiche mit Fig. 117 wieder deutlich abgegrenzt.

Wo die Entstehung des Visceralganglions bisher deutlich verfolgt wurde, da besteht kaum ein Zweifel über seine ektodermale Herkunft, Ziegler giebt dieselbe für Cyclas an, F. Schmidt für die Unioniden, Drew für Yoldia und Nucula.

Diese drei Ganglienpaare bauen normalerweise das gesammte Nervensystem der Lamellibranchiaten auf. Vergleichend-anatomisch hat man diese Ganglien als aus einer größeren Zahl hervorgegangen anzusehen, das Cerebralganglion aus Cerebral- + Pleuralganglion, das Visceralganglion aus Visceral- + Abdominalganglion. Bei den primitivsten Lamellibranchiaten (Nucula) ist nun thatsächlich noch ein Pleuralganglion erhalten, und dasselbe glaube ich entwicklungsgeschichtlich wenigstens auch für Dreissensia nachweisen zu können, in ähnlicher Weise, wie es bereits Sigerfoos an einer Pholadide (Xylotrya fimbriata) beobachtete. Dort liegt nämlich auf einem gewissen Stadium seitlich vom Cerebralganglion und durch eine kurze Kommissur mit ihm verbunden ein wohl geschiedenes Pleuralganglion, das später mit dem Cerebralganglion verschmilzt. Dreissensia verhält sich ähnlich. Zu dem Zeitpunkte, wann das Cerebralganglion sich von der Scheitelplatte loszulösen beginnt, sieht man an der seitlichen Körperwandung etwa in der Mitte zwischen Cerebral- und Pedalganglion ein kleines Zellenhäufchen liegen (Fig. 121 *plg*), welches aus einer Wucherung des Ektoderms seinen Ursprung nimmt (Fig. 119 *plg*), sich abrundet, im Inneren Fasersubstanz entwickelt (Fig. 120 *plg*) und dabei immer enger mit einer vom Cerebralganglion ausgehenden Längskommissur in Beziehung tritt (Fig. 120). Auf älteren Stadien als Fig. 121 rückt es ganz dicht bis an das Cerebralganglion heran (Fig. 109 *plg*), verbleibt in dieser Lagerung ziemlich lange, z. B. noch auf dem Stadium der Fig. 169 (*plg*), bis es dann spurlos mit demselben verschmilzt.

In unmittelbarem Zusammenhange mit dem Pleuralganglion nach hinten zu legt sich auch die Cerebrovisceralkommissur an, theils durch direkte Loslösung vom Ektoderm, wie es schon Ziegler für Cyclas beschrieben hat, theils wohl auch durch Auswachsen von den Ganglien aus, letzteres namentlich von Seiten des Cerebralganglions.

Ob auch das Visceralganglion ontogenetisch noch eine Zusammensetzung aus mehreren Theilen aufweist, vermag ich nicht sicher zu entscheiden, da an der betreffenden Stelle eine so komplicirte und

wechselnde Anhäufung von Zellelementen statt hat, dass ein kleinerer, wenig oder gar nicht differenzirter Zellkomplex sich sehr leicht der Beobachtung entziehen kann, wahrscheinlich ist mir jedoch seine Gegenwart nicht.

In neuerer Zeit wurde von Babor für Dreissensia außerdem noch ein Parietalganglion nachgewiesen. Man könnte nun auf die Vermuthung kommen, dasselbe sei mit dem soeben beschriebenen Pleuralganglion identisch. Mehrere Gründe sprechen jedoch durchaus gegen diese Annahme. Was zunächst die Lage seiner Entstehung anlangt, so könnte hier eine Entscheidung zweifelhaft erscheinen, man betrachte beispielsweise die Fig. 121. Seine spätere Entwicklung jedoch lässt keinen Zweifel über seine Natur mehr zu, sein Heranrücken an das Cerebralganglion und Verschmelzung mit demselben spricht durchaus für seine Deutung als Pleuralganglion. Freilich habe ich das Parietalganglion Babor's auf meinen Schnittserien nicht auffinden können, trotzdem ich recht alte Stadien auf dasselbe hin untersucht habe. Sollte dasselbe aber späterhin doch noch auftreten, so hätten wir in Dreissensia eine Form vor uns, die in recht weitgehendem Maße auf eine Urform mit ausgebildetem Gangliensystem hinwiese, wie es uns bei den Prosobranchiern völlig erhalten geblieben ist.

Was die Sinnesorgane anlangt, so sind dieselben sehr bald erledigt, da dieselben bei den Lamellibranchiaten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die Scheitelplatte wurde bereits oben eingehend behandelt, Augen oder augenähnliche Gebilde, wie sie z. B. Lovén bei verschiedenen Muschellarven in mannigfacher Ausbildung beobachtet hat, fehlen Dreissensia völlig, es bleiben also nur die Otocysten zu betrachten übrig.

Die Otocysten entstehen aus einer regulären Ektodermeinstülpung jederseits, die im inneren Winkel der beiden Mantelfalten sich in das Innere des Fußes einsenken (Fig. 122 *ot*) und bald zu einem regelmäßigen, aus kubischen Zellen zusammengesetzten Bläschen abschnüren (Fig. 123 *ot*). Eine ganz ähnliche Entstehung nimmt die Otocyste bei allen bisher beobachteten Muscheln, bei Teredo nach Hatschek, bei Yoldia und Nucula nach Drew, bei Cyclas nach Ziegler, bei den Unioniden nach F. Schmidt.

Das Bläschen legt sich sehr bald dem Pedalganglion dicht an, seine Zellen flachen sich sehr bedeutend ab und scheiden einen Otolithen ab. Den Zustand, auf welchem die Otocyste bis zu den

von mir untersuchten Stadien verharrte, stellt uns Fig. 124 dar. Wir sehen das mächtige, bereits fertig ausgebildete Pedalganglion und seinen beiden Hälften seitlich tief eingelagert die Otocysten (*ot*). Ihr Epithel ist sehr stark abgeflacht, in der Mitte liegt der Otolith (*ol*), der durch einige sehr zarte Cilien im Inneren schwebend erhalten wird. Diese Cilien sind in konservirtem Zustande nur schwer zu erhalten, im Leben macht sich ihre Gegenwart dadurch bemerkbar, dass der Otolith innerhalb des hellen Bläschens in stetig zitternder Bewegung begriffen erscheint. Einzelne Cilien, wie sie Hatschek für Teredo in größerer Zahl angiebt, habe ich in Folge der starken Flimmerung überhaupt nicht scharf geschieden erkennen können.

7. Darmkanal.

Die Entwicklung des Darmkanals wurde bereits in früheren Kapiteln des öftern gestreift, namentlich in seinen jüngeren und jüngsten Stadien. Wir sahen, wie derselbe sich aus drei verschiedenen Abschnitten zusammensetzte, aus dem eigentlich verdauenden Theile, dem Mitteldarme, aus dem Vorderdarme, der einer sekundären Einstülpung an Stelle des geschlossenen Blastoporus seinen Ursprung verdankte, und endlich aus dem Enddarme, der ebenfalls aus einer sekundären Ektodermeinstülpung hervorgeht. Dieses Proktodäum ist jedoch weitaus nicht so mächtig ausgebildet wie das Stomodäum. Eine erste Andeutung seiner Anlage sehen wir in Fig. 70 auf Taf. VI (*pr*), wo einige wenige Zellen sich etwas gegen das Innere vordrängen. In Fig. 126 auf Taf. X macht sich jedoch bereits eine schwache Einsenkung (*pr*) bemerkbar, dieselbe nimmt in Fig. 127 bedeutend zu, verschmilzt endlich mit dem dicht anliegenden Theile des Dünndarmes (Fig. 128), worauf sodann der Durchbruch erfolgt zur Bildung des Afters (Fig. 129 *af*).

Ein Proktodäum wurde bei Muscheln bisher von Hatschek bei Teredo beobachtet, dessgleichen giebt Lovén eine vertiefte Einsenkung an der Stelle des späteren Afters an, völlig zu fehlen scheint es dagegen Cyclas nach Ziegler, wie auch den Unioniden nach F. Schmidt und Schierholz. Ein Stomodäum dagegen ist stets vorhanden, selbst bei der so sehr stark abgeänderten Glochidiumlarve der Unioniden, wo eine besondere Bildung (Mittelschild der Autoren = oral plate Lillie's) diese Anlage darstellt.

Diese drei verschiedenen Bestandtheile bauen den ganzen Darmkanal auf, sie erleiden mannigfache Modifikationen und Umwandlungen,

bis sie ihre endgültige Gestalt erhalten. Wir werden dieselben jetzt der Reihe nach betrachten.

Der Vorderdarm ist wohl der Theil, welcher die geringsten Veränderungen durchzumachen hat. Das früher bereits eingehend beschriebene Stomodäum drängt die Mitteldarmanlage weit nach innen zurück und dehnt sich dabei selbst zu einem nach innen verengten Rohre aus (Fig. 130 auf Taf. X). Seine Zellen nehmen allmählich einen stark vacuolisirten Bau an und senden einen außerordentlich mächtigen Wimperapparat in den Schlund hinein (Fig. 130). Diese Wimpern füllen den Ösophagus völlig aus, sie ragen vorn weit aus demselben hervor und befördern durch ihre Strudelbewegung die Nahrungskörper in den sich unmittelbar anschließenden Magen. Auf Querschnitten ist außerdem noch deutlich als Abgrenzung der Schlundzellen gegen den Schlund eine starke Cuticula zu beobachten (Figg. 119, 120 auf Taf. X, *cu*).

Eigenthümlich ist es, dass an dem Ösophagus selbst entwicklungsgeschichtlich keine Spur des charakteristischen Molluskenorgans, der Radulatasche, aufzufinden ist. Bei primitiven Muscheln (Nuculiden) hat man rudimentäre Gebilde am Ösophagus aufzufinden vermocht, die eine gewisse Ähnlichkeit mit der Radulatasche der übrigen Mollusken nicht verkennen lassen, entwicklungsgeschichtlich hat sich nicht die allergeringste Andeutung einer solchen erhalten. Zwar erwähnt Lovén bei Cardium an der hinteren Wand des Ösophagus einen kleinen Zapfen, lässt es aber selbst unentschieden, ob er hier wirklich ein Homologon der Zunge vor sich habe.

Die stärksten Umgestaltungen erleidet der Theil, welcher als Mitteldarm sich aus den eingestülpten, vegetativen Zellen ableitete. Derselbe zerfällt zunächst in zwei scharf zu scheidende Abschnitte, in den vorzugsweise verdauenden Theil, der Magen, Leber und Krystallstielblindsack umfasst, und in den Dünndarm, der mit dem kurzen Proktodäum zu einer Einheit verschmilzt und in seinem Endabschnitt den Enddarm darstellt. Schon in Fig. 69 und noch mehr in Fig. 70 auf Taf. VI lassen sich die beiden Hauptabschnitte aus einander halten, weit schärfer heben sie sich aber in den darauf folgenden Stadien ab, man vergleiche neben der Fig. 132 auf Taf. X die Totalansichten von Figg. 49 ff. auf Taf. V.

Betrachten wir zunächst den Magen nebst dessen Anhangsgebilden. Der eigentliche Magen ist in seiner Entwicklungsgeschichte aufs engste mit der Leber verknüpft, wesshalb wir sie beide zusammen betrachten müssen. Schon auf dem Stadium der Gastrula

erwähnte ich die in dem vorderen Theile der Mitteldarmeinstülpung gelegenen Leberzellen, deren Kerne sich durch ein feines Chromatinnetz und deutlichen Nucleolus vor den übrigen auszeichnen (Figg. 66, 67 *lz* auf Taf. VI). Weiter wurde auch bereits ausgeführt, wie im Laufe der Entwicklung sich diese Zellen etwas seitlich und rückwärts verschieben (Figg. 69, 70), bis sie endlich zwei deutliche kleine Ausbuchtungen zu beiden Seiten bilden (Fig. 73 *lz* auf Taf. VII).

An dieses Stadium knüpfen wir jetzt wieder an. Weit schärfer markirt sind die seitlichen Ausbuchtungen bereits in Fig. 78 auf Taf. VII, die Wandung besteht noch aus ganz den gleichen hellen, bläschenförmigen Kernen. Das Lumen, sowohl von Magen wie Lebersäckchen, ist bis zu diesem Stadium noch sehr gering, nun aber — es geschieht dies etwa auf dem Stadium von Fig. 49 auf Taf. V — beginnen sämmtliche Zellen, Magen- wie Leberzellen, stark zu vacuolisiren, wie es Fig. 131 auf Taf. X zeigt, ein Schnitt quer durch den ganzen Komplex. Der nun folgende Vorgang scheint sich derart abzuspielen, dass die Vacuolen zum mindesten theilweise zusammenfließen und so plötzlich im Inneren ein mächtiges Lumen entsteht (Fig. 132), während die Zellen in Magen und Leber ihre specifische histologische Struktur annehmen. Die Magenzellen bilden bis auf einen weiter unten zu behandelnden Abschnitt ein einfaches abgeplattetes Epithel (Fig. 132 *ma*), welches sich später mit einer deutlichen, dicken Cuticula bedeckt (Fig. 133 *ma*). Merkwürdigerweise geben fast alle Autoren eine Bewimperung des Magenepithels an, so Lovén, so Horst, so Hatschek und Ziegler. Ich kann eine solche Bewimperung auf meinen Schnitten, die sonst alle Details aufs schärfste erhalten zeigen, durchaus nicht auffinden. Sollte nicht wenigstens theilweise bei diesen Angaben eine Verwechslung mit den Cilien des Ösophagus, die in den Magen hineinschlagen, oder mit denen des Krystallstielblindsackes vorliegen?

Seitlich sitzen also dem Magen als zwei Aussackungen die Lebersäcke an, die nun ebenfalls ein deutliches Lumen entwickelt haben. Ihre Einmündungsstelle (Fig. 134) liegt dicht hinter dem Ösophagus, sie gewinnen schnell bedeutend an Umfang und liegen in der Regel etwas asymmetrisch zu beiden Seiten, der rechte Leberlappen weiter nach vorn gegen das Velum verschoben. Man vergleiche hierzu neben der Fig. 134 auf Taf. X die Totalfiguren von Figg. 50—56 auf Taf. V. Auch bei Mytilus edulis liegt nach Lacaze-Duthiers der rechte Lebersack mehr nach vorn hin, während der umfangreichere linke sich nach hinten hin ausdehnt, und ein Gleiches

beobachtete Drew an Yoldia limatula. Die äußeren Gestaltsveränderungen, wie Lappenbildung (Fig. 59), sowie die einzelnen Lageverschiebungen sind bereits bei der allgemeinen Schilderung der Larve erwähnt worden, nur die histologische Beschaffenheit der Leber bedarf noch einiger Worte. Ich erwähnte schon, dass auch bei ihnen sich eine starke Vacuolisirung bemerkbar macht. Dieser vacuolige Bau bleibt ihnen erhalten. Innerhalb des vacuolisirten Plasmas der Zellen, wie es uns in streifiger Anordnung Fig. 134 (*ls*) zeigt, liegen die einzelnen Kerne zerstreut. Neben freien Kernen treten solche auf, die mit einem Hofe sehr dunklen Plasmas umgeben sind, und diese letzteren sind es, welche die Leber stets sofort auf den Schnitten hervortreten lassen.

Doch ohne weiter auf diese histologischen Details einzugehen, muss ich nun noch einen besonderen Abschnitt des Magens behandeln, der sich schon frühzeitig als eine besondere Vorwölbung desselben auf der rechten Seite bemerkbar macht. Schon Lovén beobachtete diesen Abschnitt und unterschied ihn als Pars pylorica von der vorderen Pars cardiaca, Horst nennt sie partie inférieure et supérieure. Er besitzt ein ganz ähnliches Epithel wie der Magen selbst, scheidet aber schon frühzeitig an seiner Innenfläche neben einer deutlichen, sich tief dunkel färbenden Cuticula einen Flimmersaum ab (Fig. 132 *kb*). Die ursprünglich flach napfförmige Gestalt geht bald in einen tiefen Blindsack über, der sich auf der rechten Seite der Larve weit nach hinten erstreckt (vgl. neben Figg. 133 und 134 auf Taf. X die Serie der Figg. 49—56 auf Taf. V., und endlich dem Magen an Umfang fast gleich kommt (Figg. 58, 59 *kb*). Der Flimmersaum hat mit dem Wachsthum des ganzen Gebildes an Umfang stetig zugenommen, im Leben bemerkt man eine ununterbrochene wellenförmige Bewegung über ihn hinlaufen. Die Cilien stehen sehr dicht und sind eng mit einander verbunden, so dass sie fast wie ein von feinen Poren durchsetzter Saum erscheinen. Eine ähnliche Bildung beschreibt Sigerfoos von Xylotrya fimbriata.

Doch hiermit haben wir die Zusammensetzung dieses Gebildes noch nicht in allen seinen Theilen erschöpft. Nach innen scheidet nämlich die Wandung des Blindsackes eine eigenthümliche, stark lichtbrechende, nicht tingirbare Masse ab, welche das Lumen des Blindsackes völlig erfüllt und sogar noch in den Magen hineinragt, um hier mit undeutlichen, verschwimmenden Kontouren zu enden (Figg. 133, 134 *k*). Dieses Gebilde ist der unter den Lamellibranchiaten sehr weit verbreitete Krystallstiel, die ihn umgebende Scheide

der Krystallstielblindsack. Die physiologische Funktion dieses Krystallstieles besteht nach Barrois und Pelseneer darin, durch sein zähes Sekret harte Gegenstände zu umhüllen und so die Magenwand gegen eine Verletzung zu schützen. Die Nahrung der Larve besteht im Wesentlichen aus Plankton, man findet demgemäß in ihrem Magen und Darm oft große Mengen der harten Überreste von Kieselalgen und ähnlichen Organismen, und ein derartiger Schutz erscheint deshalb sehr plausibel.

Alle bisher betrachteten Theile des Darmkanals erläutert nochmals in klar zusammenfassender Weise der Frontalschnitt von Fig. 132. Die Nahrung gelangt zunächst aus dem Ösophagus, von dem der innerste Zipfel mit einem Flimmerbesatz noch eben getroffen ist (*oes*), in den weiten Magen (*ma*). Hier werden die Nahrungspartikeln in stetig rotirender Bewegung erhalten, im Wesentlichen wohl durch die in den Magen hineinschlagenden Cilien des Ösophagus, da dem Magen selbst solche fehlen. Bei dieser heftigen Rotirung gelangen die Nahrungsstoffe in innige Berührung sowohl mit den verdauenden Sekreten der Lebersäcke (*ls*), die vorn am Ösophagus ausmünden, wie auch mit der zähen Masse des Krystallstiels (*k*), dessen seitlich mit einer Rinne versehene Scheide (*kb*) an der rechten, hinteren Seite sich in den Magen öffnet. Die Verdauungsprodukte gelangen sodann in den Dünndarm, zu dem wir jetzt in unserer Betrachtung übergehen wollen.

Wir verließen den Dünndarm, wie er als einfaches Rohr vom Magen aus ventralwärts ziehend in den Enddarm überging und mit dem Ektoderm verschmolz (Fig. 49 auf Taf. V). Dieses Verhalten komplicirt sich aber sehr bald. Die Einmündungsstelle in den Magen, die ursprünglich genau in der Mittellinie lag, erfährt eine Verschiebung nach rechts. Diese Verschiebung dauert so lange an, bis die Einmündungsstelle gänzlich auf der rechten Seite liegt. Mit der Ausbildung des Krystallstielblindsackes kommt sie außerdem genau auf die Grenze zwischen diesem und dem eigentlichen Magen zu liegen (vgl. hierzu Fig. 55 auf Taf. V). Der After bleibt stets in der Mittellinie liegen, am Übergange von der Ventral- in die Hinterseite. Zwischen diesen beiden Endpunkten beginnt nun ein ausgedehntes Längenwachsthum des Dünndarmes, welches naturgemäß eine Schlingenbildung zur Folge hat. Diese Schlinge entsteht dadurch, dass der Dünndarm mit seinem innersten Drittel eine Schleife bildet (Fig. 50), welche am Magen beginnend von rechts nach links hinten, sodann dorsalwärts zieht, hier scharf umbiegt und dem ersten Schenkel zu-

nächst dicht anliegend in gerader Richtung nach unten ventralwärts zieht. Diese Richtungsänderungen sind zunächst noch schwächer angedeutet, prägen sich aber bald scharf aus durch ein starkes Wachsthum der Schleife nach der Dorsalseite hin, womit zugleich ein Umbiegen des vorderen Zipfels der Schlinge nach vorn verbunden ist (Fig. 51). In dieser Tendenz schreitet nun die Entwicklung weiter vorwärts bis etwa zu dem Stadium von Fig. 56. Der Verlauf des Darmes ist jetzt folgender. Von rechts vorn zieht er zunächst nach links hinten, biegt dorsalwärts und nach vorn um, erfährt sodann eine scharfe Knickung nach hinten und verläuft in dieser Richtung wieder zurück, um endlich scharf nach der Ventralseite umzubiegen und von hier in schräger Richtung von der linken Seite aus in die Medianebene zum After zu gelangen. Der Zipfel der Schlinge liegt ganz auf der linken Seite, wie es Fig. 55 deutlich veranschaulicht, daher verläuft ein großer Theil des Enddarmes selbst ebenfalls außerhalb der Medianlinie, und zwar, wie schon gesagt, von links nach rechts, nur der letzte Abschnitt fällt genau in die Medianebene.

Die Umwandlung in die erwachsene Muschel hat wieder bedeutende Veränderungen im Verlaufe des Darmes zur Folge. Mit der Ausdehnung des hinteren Körperabschnittes der Larve wird die Schlinge gleichsam aus einander gezogen Fig. 58), ihr hinterer Abschnitt läuft ungefähr den entsprechenden Umrissen der Dorsalseite parallel (Fig. 59), behält also so ziemlich seine larvale Lage bei, der vordere Abschnitt dagegen wird immer mehr in den sich mächtig ausdehnenden Fuß einbezogen (Fig. 59). Die ursprüngliche scharfe Knickungsstelle wird dabei bedeutend ausgeglichen, sie scheint sich sogar allmählich etwas nach hinten zu verschieben, wofür ihr Lageverhältnis zu Herz, Niere und Fußretraktor spricht.

Betreffs der histologischen Struktur von Dünn- wie Enddarm ist nur wenig zu sagen. Der Dünndarm besitzt ein einfaches Epithel, welches stark abgeflacht erscheint und nach innen einen dichten Flimmerbesatz trägt, der sich bis auf den Enddarm ausdehnt und sogar aus dem After als Wimperbüschel vortreten kann (Fig. 125). Überhaupt besitzt der Enddarm ganz dieselbe Struktur wie der Dünndarm, eine Grenze ist zwischen beiden unmöglich anzugeben. Nur der letzte Abschnitt des Enddarmes — er dürfte etwa dem Proktodäum entsprechen — weist einige Besonderheiten auf. Seine Zellen sind nämlich zuweilen stark vacuolisirt, ihre Kerne hell bläschenförmig und von einem feinen Chromatinnetz erfüllt (Fig. 125 und besonders Fig. 129).

Was die Funktion dieses Darmabschnittes anlangt, so nimmt er die Verdauungsprodukte des Magens auf; die brauchbaren Stoffe resorbirt der Dünndarm, die unverdaulichen werden als Exkremente nach außen befördert. Häufig sieht man in Folge dessen den Enddarm prall angefüllt mit Diatomeenschalen und ähnlichen Überresten der verschlungenen Protozoen.

8. Gemeinsame Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen.

Als ich bei der Entwicklung von Limax maximus den Ursprung von Herz und Niere aus einer besonderen, ektodermalen Anlage abzuleiten genöthigt war, sprach ich dies bei aller Sicherheit der Beweisführung mit einer gewissen Zurückhaltung aus, da ich mir wohl bewusst war, wie sehr dieses Verhalten unseren bisherigen Anschauungen widersprach. Seitdem hat nunmehr auch Tönniges für Paludina eine ähnliche Entwicklung in Anspruch genommen, und hier bei Dreissensia hoffe ich jetzt diese Verhältnisse noch schärfer präcisiren und in ihrer Bedeutung klarer legen zu können.

Auch bei Dreissensia entstehen Herz und Niere aus einer gemeinsamen Anlage, die völlig unabhängig von den Mesenchymgebilden ist und eine specifische Organanlage darstellt. Freilich umfasst diese Anlage hier auch noch die Genitalorgane, deren Ursprung ich bei Limax maximus noch nicht aufzufinden vermochte, stimmt also darin mit Paludina überein. Auf sehr jungen Stadien noch, wenn gerade das Proktodäum sich anzulegen beginnt, bemerkt man hinter dieser Stelle, die nach hinten durch den postanalen Wimperbüschel abgegrenzt ist, eine starke Zellwucherung (Fig. 70 *hn* auf Taf. VI). Einzelne Zellen drängen sich aus dem Verbande des Ektoderms heraus und schieben sich bis dicht an den Darm heran. Noch schärfer ausgeprägt ist dies Verhalten in den Figg. 126 und 127 auf Taf. X. Deutlich erkennt man hinter dem sich allmählich vertiefenden Proktodäum die massige Zellwucherung (*hn*), die also verhältnismäßig lange in derartig innigem Kontakt mit dem Ektoderm verbleibt. Allmählich freilich lockert sich dieser Zusammenhang, die ausgetretenen Zellen runden sich zu einem kugeligen Häufchen ab, welches hinter dem inzwischen mit dem Proktodäum verschmolzenen Darme liegt, bald sich freier abhebend (Fig. 128), bald eng dem von Darm und äußerer Köperwand gebildeten Winkel sich anschmiegend (Fig. 129). In diesem Zustande bleibt es wiederum längere Zeit unverändert liegen, man vergleiche hierzu nur das bedeutend ältere Stadium von Fig. 130 (*hn*), bis Differenzirungen in seinem Inneren aufzutreten beginnen,

welche dazu bestimmt sind, die in dieser Anlage enthaltenen Organe zur Entfaltung zu bringen.

Gemäß dem Orte ihrer Entstehung liegt die ganze Anlage streng bilateral symmetrisch, in so fern das Zellenhäufchen genau in der Medianebene des Körpers gelegen ist. Diese bilaterale Symmetrie erhält einen noch viel deutlicheren Ausdruck im Verlaufe der weiteren Entwicklung. Dieselbe führt zunächst zur Ausbildung zweier in engem Konnexe stehenden Organe, von Herz und Niere. Eingeleitet wird diese Differenzirung dadurch, dass das bisher völlig kompakte Zellhäufchen sich zu lockern beginnt, und ein Theil seiner Zellen sich symmetrisch zu beiden Seiten des Darmes ausbreitet, während der Rest seine Lage unmittelbar unter und hinter dem Darme beibehält. Wir sehen dieses Verhalten klar ausgeprägt in Fig. 135 *hm*, auf Taf. XI, welche einen Querschnitt in der Ebene des Enddarmverlaufes darstellt, und in welche die unter dem Darm liegenden Restzellen von den folgenden Schnitten eingetragen sind. Die am weitesten nach der seitlichen Körperwandung hingeschobenen Zellen beginnen sich wieder zusammenzuballen, zunächst noch in unregelmäßiger Form Fig. 136 *n*), dann sich mehr und mehr abrundend (Fig. 137 *n*), und endlich durch kreisförmige Anordnung der Zellen ein kleines Bläschen bildend, welches in seinem Inneren ein bald spaltförmiges, bald rundliches Lumen zeigt (Fig. 138 *n* — das rechte und linke Nierenbläschen hat sich differenzirt.

Ein beträchtlicher Theil des Zellenmaterials der ursprünglichen Anlage ist hiermit verbraucht, ein Rest nur ist davon zurückgeblieben und dieser hat inzwischen nach einer anderen Richtung hin Verwendung gefunden. Ursprünglich lag derselbe nur unter und hinter dem Darme, bald jedoch schieben sich seine Zellen nach vorn hin ebenfalls gegen ihn vor, umwachsen den Darm von beiden Seiten und bilden endlich einen förmlichen Zellenring um denselben. Das ursprüngliche Verhalten zeigen uns noch die Figg. 135 und 136 (*hp*, seitlich zu verschieben beginnen sie sich bereits in Fig. 137 (*hp*, wo sie bereits zwischen Nierenbläschen und Darm, sowie auf der entgegengesetzten Seite des letzteren aufzutreten beginnen. Ein ähnliches Stadium weist Fig. 138 auf, und in Fig. 139 endlich ist ein Zellenring um den Darm im Zusammenhange hergestellt (*hp*. Dieser Zellenring enthält in sich die Anlage von Herz und Perikard, sowie der Geschlechtsorgane, wie wir im Folgenden noch sehen werden. Er umschließt den Enddarm und wird seitlich von den ihm unmittelbar anliegenden Nierensäckchen begrenzt.

Hiermit hat sich die erste wichtige Sonderung dieses Anlagekomplexes vollzogen, an jedem der Sondertheile schreitet nun die Differenzirung weiter fort, die einzelnen Organe immer mehr ihrem speciellen Bau und ihrer specifischen Funktion zuführend.

Ehe wir uns aber diesen Erscheinungen zuwenden, wird es vortheilhaft sein, einen kurzen Blick rückwärts auf die Totalansichten zu werfen, welche auf Taf. V dargestellt sind, um die Anlagen, um die es sich hier handelt, in ihrem Zusammenhange mit dem übrigen Larvenkörper noch etwas schärfer zu charakterisiren. Auf Figg. 49 und 50 macht sich die noch undifferenzirte Anlage nur durch einen dunkleren Fleck hinter dem After bemerkbar, deutlicher tritt derselbe bereits in Fig. 51 (*hn*) hervor, und noch mehr in Fig. 52, wo die seitliche Verschiebung nach vorn bereits begonnen hat. In Fig. 53 endlich hat sich das Nierenbläschen (*n*) jederseits gesondert, nach hinten schließt sich an sie der noch undifferenzirte Rest an. Zugleich mit diesen Vorgängen hat sich der ganze Komplex aber auch den Darm entlang vom After weg dorsalwärts verschoben, wie es sich in Fig. 52 zuerst bemerkbar macht, stärker in Fig. 53 ausprägt und auf den folgenden Stadien noch mehr zunimmt. Doch ehe wir diese älteren Stadien verstehen können, müssen wir das Studium der Schnittserien weiter fortgesetzt haben, und dies soll in den drei folgenden Kapiteln geschehen.

Es ist äußerst interessant, dass ich gerade in einer der ältesten Untersuchungen über die Muschelentwicklung, in derjenigen Lovén's nämlich, die Existenz dieser Organanlage voll und ganz bestätigt sehe. Hier findet sich nämlich eine Angabe für die Larven von Cardium und Montacuta, wonach hinter dem Enddarme ein Lappen hervortritt, der später deutlich als rundlicher, heller Körper (*x*) an der gleichen Stelle liegt. Zwar blieb Lovén sein weiteres Schicksal völlig unbekannt, doch geht aus den außerordentlich klaren Abbildungen unzweifelhaft hervor, dass dieser helle Körper *x* völlig identisch mit dieser von mir soeben beschriebenen Anlage ist.

Ähnliche, zum Vergleiche heranzuziehende Angaben vermag ich im Übrigen in der Litteratur über die Muschelentwicklung nicht aufzufinden, auf die Litteratur über die Entwicklung der einzelnen Organe werde ich in den besonderen Kapiteln einzugehen haben. Dagegen sind von den übrigen Mollusken noch zwei Formen bekannt, welche ähnliche Verhältnisse aufweisen, sie wurden zuerst von mir bei Limax maximus klar gelegt, und dann auch von Tönniges bei Paludina aufgefunden. Betreffs der übrigen zweifelhaften Fälle verweise ich

auf die Litteraturbesprechung an der betreffenden Stelle meiner »Entwicklung von Limax maximus«.

In dem Verhalten dieser drei Formen, einer Muschel also, eines Prosobranchiers und eines Pulmonaten, zeigt dieser durchaus einheitliche Entwicklungsgang aber nun doch einige Differenzen, die direkt auf die verschiedene Organisation der einzelnen Formen zurückzuführen sind. Es handelt sich um den Ort der Entstehung. Bei Dreissensia liegt derselbe dorsal vom Darme, bei Paludina scheint er auf der Ventralseite, also vor dem After zu liegen, und bei Limax liegt er asymmetrisch auf der rechten Seite. Diese Lage entspricht völlig der Ausbildung der fertigen Organe. Bei den Muscheln müssen wir als ursprüngliches Verhalten ein dorsal vom Darme gelegenes Herz annehmen (Nucula, Arca), welches sich erst später an beiden Seiten des Darmes hinabzog und schließlich von ihm durchbohrt wurde. Ganz denselben Weg schlägt die Ontogenie ein, die ursprüngliche Anlage liegt dorsal. Bei Paludina ist die ursprünglich in der Medianebene gelegene Anlage paarig geworden und hat außerdem die Verschiebung auf die Ventralseite erlitten. Die Verhältnisse liegen hier in Folge der Aufwindung des Eingeweidesackes weit komplicirter. Auf jüngeren Stadien sieht man jedenfalls das Perikard deutlich ventral unter dem Darme liegen, und diese Beziehung der beiden Organe bleibt auch später erhalten, wenn freilich in modificirter Form in Folge einseitigen Überwiegens der einen Hälfte. Bei Limax endlich ist die ganze Anlage unpaar, sie liegt völlig auf der rechten Seite, ganz entsprechend der asymmetrischen, nach rechts geneigten Lage des betreffenden Komplexes, dem sie den Ursprung giebt. Der Ort der Entstehung kann also bei einer Beurtheilung der allgemeinen Bedeutung dieser Vorgänge nur eine untergeordnete Rolle spielen, in so fern er sich stets den sekundär aufgetretenen Organverlagerungen in jedem einzelnen Falle aufs engste anschließt. Wir kommen später im Zusammenhange nochmals hierauf zurück.

9. Herz und Perikard.

Wir hatten diesen Zellenkomplex als einen um den Enddarm gelegenen Zellenring verlassen (Fig. 139 *hp*). Die nun folgenden Vorgänge der Differenzirung von Herz und Perikard bieten der Beobachtung außerordentlich große Schwierigkeiten dar, da es recht mühsam ist, mit Sicherheit die fraglichen Zellgruppen aus ihrer Umgebung loszulösen und rein zur Darstellung zu bringen. Auf den jüngeren Stadien sind es vor Allem die Zellenstränge des sich fast gleichzeitig

ausbildenden Visceralganglions, welche verwirrend eingreifen und zuweilen jede sichere Beobachtung unmöglich machen, später kommen noch hinzu die Zellen des hinteren Schließmuskels und vor Allem des Fußretraktors, so dass das Ganze ein Gewirr sich kreuzender Zellenstränge bildet. Nur die genaueste Kenntnis der Topographie dieser Stelle, sowie die strengste Kritisirung jeder einzelnen Zelle vermag hier zum Ziele zu führen. Die Reihenfolge der eben angeführten Zellengruppen ist stets die folgende, wobei man die Figg. 54 und 56 auf Taf. V betrachten möge. Unmittelbar vor dem After liegt der hintere Schließmuskel (*hs*), es folgen sodann nach innen und oben Visceralganglion (*vg*) und Fußretraktor (*rf*). Zwischen Ganglion und Fußretraktor liegt die Niere (*n*), dieselbe erstreckt sich nach hinten bis über den Fußretraktor hin. An die Niere schließt sich nach innen unmittelbar das Perikard an, welches das Herz umhüllt, es liegt theilweise zwischen den Fasern des sich ausbildenden Fußretraktors, schiebt sich aber später ganz vor denselben (Fig. 58 *h*).

Ich habe mit dieser Schilderung etwas vorausgegriffen, aber im ausgebildeten Zustande ist die Topographie leichter zu verstehen als im Stadium der Entwicklung. Zum Theil haben wir die einzelnen Lageverschiebungen bereits im vorigen Kapitel erörtert, in Fig. 53 begannen die Nierenbläschen nach den beiden Seiten des Darmes hin zu wandern, unmittelbar dahinter lag die Herz-Perikardanlage, zunächst noch im Wesentlichen auf die hintere oder untere Seite des Darmes beschränkt. Das Stadium von Fig. 54 zeigt uns dagegen bereits ein durchaus anderes Verhalten. Die Niere (*n*) liegt zwar noch genau zu beiden Seiten des Darmes, die Herz- und Perikardanlage hat sich dagegen vorgeschoben und umgiebt ringförmig den Darm (*hp*), wodurch wir nunmehr die Beziehungen zu den älteren Stadien gewonnen haben. So viel musste ich über den Ort vorausschicken, an dem sich die im Folgenden zu schildernden Vorgänge abspielen.

Wir gehen wieder aus von dem Zellenring von Fig. 139 (*hp*). Eine derartige regelmäßige Lagerung ist nicht sehr häufig anzutreffen, meist ist die Anordnung eine weit lockerere und beginnt bald eine mehrschichtige Zellenlagerung aufzuweisen. Diese zunächst scheinbar ganz ungeordnete Regellosigkeit geht allmählich in ein nach Form und Umfang bestimmteres Gebilde über, wir vermögen bald zwei Schichten zu unterscheiden, die nunmehr in doppeltem Ringe den Enddarm umgeben, oben und unten dichter demselben anliegend nach den beiden Seiten hin in einen längeren Zipfel sich ausziehend. Diese beiden Zellschichten stellen nichts Anderes dar als Perikard und

Herz, ersteres aus der äußeren Schicht, letzteres aus der inneren bestehend. Freilich spielt sich dieser Vorgang nicht in dieser schematischen, eben geschilderten Weise ab, sondern langsam und durch scheinbar völlig unregelmäßig gestaltete Zwischenstufen hindurch wird das Endziel erreicht. Erhöht wird diese scheinbare Unregelmäßigkeit noch durch die Zartheit des ganzen Gebildes, die Kerne liegen bei der starken Ausdehnung der zarten Gewebshäutchen so sehr zerstreut, dass nur in seltenen Fällen auf den ca. 4 μ dicken Schnitten genügend viel Kerne für sämmtliche vier Schichten getroffen sind. Wir müssen diese Vorgänge nunmehr im Einzelnen an der Hand von Figuren etwas genauer verfolgen.

Die Stelle des einfachen Zellenringes von Fig. 139 (*hp*) sehen wir auf den Figg. 140 und 141 von einer mehr unregelmäßigen Zellenmasse (*hp*) eingenommen, die durchaus nicht mehr streng die Einschichtigkeit wahrt. Eine deutliche Spaltung in zwei Schichten jedoch bemerken wir zum ersten Male auf Fig. 142, in der oberen Hälfte hebt sich eine äußere Schicht (*p*) klar von einer unteren (*h*) ab. So regelmäßige Bilder der Spaltung treten nur selten auf, doch scheint der Process sich ziemlich gleichmäßig im Bezirke der ganzen Anlage abzuspielen, ein Stadium unmittelbar nach der Spaltung stellt z. B. Fig. 143 dar, wo wenigstens die eine Seite deutlich die vier Schichten erkennen lässt. In Figg. 144 und 145 sind diese vier Schichten mit zunehmender Deutlichkeit zu unterscheiden, vier Zellenstränge ziehen langgestreckt von der einen Seite zur anderen, den Darm umschließend. Die beiden äußeren stellen das Perikard dar, die beiden inneren das Herz. Zwischen dem Stadium von Fig. 143 und den folgenden haben sich ferner die bedeutsamen Verschiebungen vollzogen, welche zwischen den Stadien von Figg. 53—56 liegen. Denn während bisher auf den Frontalschnitten (bis Fig. 143) stets die Niere wenigstens mit ihren Endzipfeln noch seitlich von der Herzanlage getroffen wurde, ist dieselbe jetzt völlig von denselben verschwunden. Herz und Perikard ist weiter dorsalwärts gerückt und kommt so nahe an den innersten Zipfel der hinteren Fußfalte zu liegen, welche demgemäß auf den Schnitten von Figg. 144—147 deutlich zu erkennen ist (*hff*) (vgl. hierzu Fig. 56 auf Taf. V).

Die Zellenstränge von Herz und Perikard gewinnen nun in der Folgezeit einen immer festeren Zusammenhang, der Herzschlauch (*h*) umgiebt den Darm als ein weiter Schlauch und wird seinerseits von dem noch weiter ausgedehnten Perikard (*p*) umschlossen (Fig. 146). Auf letzterer Figur machen sich zudem auch bereits die ersten

Andeutungen einer Differenzirung in Kammer und Vorhöfe bemerkbar. Die Kammer bildet den erweiterten Theil um den Darm, die Vorhöfe sind zunächst nur durch eine leichte Einziehung jederseits zu erkennen, und dieses Verhalten erhält sich noch längere Zeit. Wenigstens treffen wir ganz dieselbe Erscheinung auch noch auf dem weit älteren Stadium von Fig. 147, welcher Schnitt einer bereits festgehefteten jungen Muschel angehört, wo die meisten Organe schon fertig angelegt sind. Das Perikard (*p*) ist mächtig ausgedehnt, nur wenige Zellkerne nebst einer dünnen Membran deuten seine Umgrenzung an, und eben so diejenige des Herzens, wenn auch hier die Zellen stellenweise dichter gedrängt erscheinen, wohl weil die Vorhöfe sich gerade in theilweiser Systole befinden. Völlig klar geschieden jedoch sind Kammer und Vorhöfe erst auf dem letzten hier zu betrachtenden Stadium, in Fig. 167 auf Taf. XIII, und zwar durch Ausbildung der Herzklappen. Die Herz- wie Perikardialwand sind bedeutend mächtiger geworden, namentlich stellt erstere jetzt eine mehrschichtige Zellenlage dar, deren innere Elemente sich zu fibrillären Muskelfasern umzubilden scheinen. Zwischen Kammer und Vorhöfen jedoch ist die Wandung wulstförmig nach innen vorgedrängt, und dieser nach innen gerichtete Wulst umschließt mit seinen freien Rändern eine Öffnung, die bei einer Systole der Kammer geschlossen werden muss, bei einer Diastole jedoch unter gleichzeitiger Systole der Vorhöfe dem Blut freien Durchlass aus dem Vorhof in die Kammer gewährt.

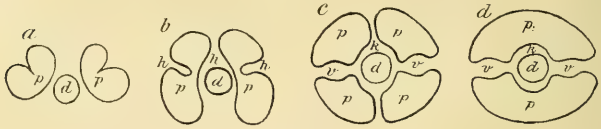
Um die Entwicklung dieses Organkomplexes völlig abzuschließen, muss ich endlich noch der Perikardialdrüsenzellen Erwähnung thun. Dieselben liegen bei Dreissensia einmal an den Vorhöfen, und dann vor Allem in sehr mächtiger Entwicklung im vorderen Theile des Perikards (Grobben). Sie entwickeln sich erst ziemlich spät, und zwar direkt aus Zellen, die in der Wandung von Vorhof und Perikard liegen. Diese Zellen schwellen mächtig an, nehmen sehr intensiv Farbstoffe, wie Eosin z. B., auf und fallen sofort durch ihre abgerundete Form auf (Figg. 161, 162, 164 *pdz*).

Überschauen wir nochmals den ganzen bisher zurückgelegten Weg von einem einfachen Zellenring um den Enddarm bis zu dem hoch komplicirten Organkomplex von Fig. 167, so fällt uns namentlich auf den jüngeren Stadien von Figg. 139—146 der allmähliche Übergang des unfertigen in den fertigen Zustand auf. Kaum ist eine Grenze auf irgend einem Stadium zu ziehen, es ist sehr schwierig zu sagen, wo die Differenzirung völlig vollendet ist, in kontinuirlichem Flusse gleitet der eine Zustand in den anderen über.

Ehe ich dieses Kapitel abschließe, muss ich noch auf ein besonderes Gebilde aufmerksam machen, welches, wie ich offen gestehe, mir außerordentliche Schwierigkeiten bereitet hat, und über welches ich nicht völlig ins Klare gekommen bin. Schon auf jungen Stadien, wenn das Nierenbläschen sich gerade ausgebildet hat, und Herz und Perikard sich zu sondern beginnen, sieht man zuweilen nach außen von beiden Anlagen bläschenartige Gebilde liegen, die unwillkürlich zunächst an die bisher öfter beschriebenen Perikardialbläschen denken lassen. In ihrer vollendetsten Ausbildung sind sie auf dem Stadium von Fig. 142 (*x*) zu sehen, wo sie nach innen dicht dem Nierenbläschen anliegen. Was ich mit aller Sicherheit glaube von ihnen behaupten zu dürfen, ist das, dass sie mit Niere, Herz und Perikard unter keinen Umständen etwas zu thun haben können. Denn ganz abgesehen davon, dass die wirkliche Anlage dieser Komplexe in den meisten Fällen scharf von ihnen zu scheiden ist, ist ihr Auftreten kein konstantes, wobei diese Inkonstanz so weit gehen kann, dass es auf der einen Seite sehr wohl ausgebildet ist, auf der anderen dagegen völlig fehlt. Ferner, und dies ist ein noch weit wichtigeres Moment, stehen die fraglichen Gebilde in direkter Kommunikation mit den Lakunenräumen des Körpers. Gewöhnlich ist nämlich ihre innere Wand etwas verdickt, die äußere dagegen sehr dünnhäutig, und letztere ist es, die sich weit in die unter dem Schalenepithel gelegenen Lakunenräume öffnet. Auch die in Fig. 146 (*x*) dargestellten Bläschen öffnen sich einige Schnitte weiter in derartige Räume. Irgend eine Beziehung zu Niere oder Perikard erscheint allein durch dieses Verhalten schon als hinfällig erwiesen, dagegen giebt eben diese Erscheinung vielleicht zugleich einen Fingerzeig für die eigentliche Bedeutung dieser Bläschen. Ich halte sie für Blutgefäßanlagen, speciell der Kiemengefäße, da eben die Lakunenräume, mit welchen sie kommuniciren, direkt zu den Kiemen verlaufen. Vielleicht kommt ihnen auf jüngeren Stadien noch eine Art pulsatorischer Thätigkeit zu, wenn auch direkt daraufhin am lebenden Objekte angestellte Untersuchungen keine Stütze für diese Annahme lieferten. Jedenfalls brauchen sie später, ganz im Einklange mit ihrer Lage, nur in den nach innen an sie grenzenden Herzschlauch sich zu öffnen (vgl. Fig. 142), um sofort den Zusammenhang der Blutgefäßbahnen zwischen Herz und Kiemen herzustellen.

Ich bin hier so ausführlich auf diese Details eingegangen, um eine sicherere Grundlage zur Beurtheilung der Befunde Ziegler's an Cyclas zu gewinnen. Ziegler glaubt nämlich, Herz und Perikard

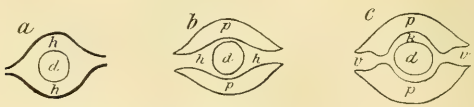
bei Cyclas aus zwei symmetrisch gelegenen Bläschen ableiten zu müssen, die dem Mesoderm ihren Ursprung verdanken. Dieselben verlängern sich zunächst, erfahren in der Mitte eine Einschnürung und verwachsen dorsal wie ventral vom Darme in der Medianebene. Aus dem sich einstülpenden Theile geht Kammer und Vorhof hervor, aus den übrigen Theilen das Perikard. Die Schemata von Texfig. 5 *a*—*d* erläutern diesen Vorgang, wie er sich nach ZIEGLER's



Textfig. 5 *a*—*d*.

Schema der Herz- und Perikardentwicklung von Cyclas nach ZIEGLER. Modificirt nach KORSCHELT-HEIDER. Erklärung der Buchstaben siehe hinten in der allgemeinen Figurenerklärung.

Beschreibung abspielen würde. Ich muss hier erwähnen, dass bei der Darstellung, die in KORSCHELT-HEIDER's Lehrbuch von diesen Verhältnissen gegeben wurde, in Folge einer missverständlichen Deutung eine Zellenschicht als Peritonealepithel eingezeichnet ist, welches in Wirklichkeit nicht vorhanden ist, sondern das Herzinnere ist in unmittelbarer Berührung mit der Darmwandung. Die obige Serie von Textfig. 5 giebt die Verhältnisse wohl richtiger an, wie sie auch bereits in LANG's Lehrbuch der vergl. Anatomie dargestellt wurden. Eine zweite Reihe von Schematen (Texfig. 6 *a*—*c*) zeigt dagegen nun



Textfig. 6 *a*—*c*.

Schema der Herz- und Perikardentwicklung von Dreissensia nach meiner Darstellung. Erklärung der Buchstaben siehe hinten.

meine Darstellung von Dreissensia, sie ist weit einfacher, die Spaltung eines nach zwei Seiten hin offenen Ringes genügt, um den gleichen komplicirten Organkomplex hervorzubringen. Eine weitere Diskussion dieser beiden Schemata ist nach allem bisher Gesagten wohl überflüssig, hervorheben muss ich nur nochmals, dass ich trotz der größten Sorgfalt und trotzdem mir viele Hunderte von Serien zur Verfügung standen, keine Spur der Vorgänge, wie sie sich bei Cyclas

abspielen, bei Dreissensia aufzufinden vermochte, die Grundlage des ganzen Komplexes bilden nicht zwei seitlich gelegene Bläschen, sondern ein einfacher Zellenring um den Enddarm. Natürlich kann ich damit nicht direkt Ziegler's Befunde widerlegen, wenn es auch sehr wünschenswerth wäre, dass diese so schwer zu beobachtenden Vorgänge durch mehr Übergänge gestützt wären. Namentlich erscheint mir der Übergang der frühesten Perikardialbläschenanlage zu den späteren Stadien etwas unsicherer Natur und fast nicht weniger die Ausbildung der Herzeinstülpung, also gerade die wichtigsten Punkte, auf die es hier ankommen muss.

Die Angaben der älteren Autoren über diese Verhältnisse bei Cyclas sind kaum zu verwerthen. Stepanoff's Angabe ließe sich wohl mit der meinigen in Einklang bringen, er schildert die erste Anlage des Herzens als einen Zellhaufen, der den Darmkanal umgiebt. Ganin dagegen lässt das Herz aus einer soliden Verdickung der Rückenseite des Perikardialbläschens entstehen. Ray Lankester endlich nimmt als Herz- oder Perikardialanlage bei Pisidium ein kleines unter den Umbonen auftretendes Bläschen in Anspruch.

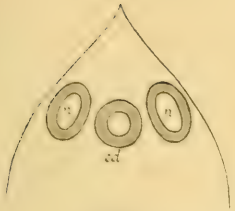
Nur wenig mehr wissen wir über die Entwicklung des Herzens bei den Unioniden. Nach F. Schmidt tritt hier das Herz am Ende der parasitischen Larvenperiode, also erst sehr spät, als ein um den Enddarm liegendes Bläschen auf. Höchst eigenthümlich ist die Schilderung, welche Schierholz von diesen Verhältnissen entwirft. Er spricht zunächst von einem Perikardialraum, der hufeisenförmig den oberen Abschnitt des Enddarmes umgiebt, und dessen seitliche Ausläufer nach hinten bis zur hintersten Kiemenpapille verlaufen, um hier zu enden. Das Herz soll unabhängig davon als ein den Enddarm umgebender Zellenkranz entstehen. Es ist kaum möglich, sich aus der Darstellung von Schierholz eine Vorstellung zu machen, wie wohl Herz und Perikard ihre spätere definitive Lagerung erhalten, sollte nicht der »Herzstrang« auch hier noch die Elemente des Perikards enthalten? Vorausgesetzt ist dabei freilich, dass das als Entwicklungsstadium aufgefasste Stadium nicht schon einen fertig ausgebildeten Zustand darstellt, was immerhin ebenfalls möglich wäre. Und könnte der »Perikardialraum«, der doch kaum in Wirklichkeit demselben entspricht, da er ja direkt in die Kiemenpapillen hineinzieht, nicht mit den von mir oben als Gefäßanlagen gedeuteten Bläschen identisch sein? Alle diese Fragen können nur durch eine erneute, eingehende Untersuchung gelöst werden.

Auf die diesbezüglichen Verhältnisse bei den übrigen Mollusken

brauche ich hier nicht weiter einzugehen, da ich eine ausführliche Diskussion derselben bereits in meiner Limax-Entwicklung gegeben habe. Hervorheben will ich hier nur nochmals den Gegensatz, in welchem Paludina (v. Erlanger, Tönniges) in der Herz-Perikardialentwicklung auch gegenüber Dreissensia steht, und die Übereinstimmung, welche diese letztere mit Limax maximus zeigt, wo ebenfalls das Perikard aus einer Spaltung des zuerst auftretenden Herzschlauches entsteht, mögen auch im Einzelnen manche Verschiedenheiten bei so weit entfernten Formen auftreten.

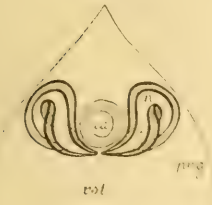
10. Niere.

Schon wiederholt wurde im Vorhergehenden die Entwicklung der Niere berührt, ihre erste Differenzirung haben wir bereits genau kennen gelernt und bis zur Ausbildung eines jederseits vom Enddarm gelegenen Bläschens verfolgt (Fig. 141 *n*, Textfig. 7). Die weiteren Entwicklungsvorgänge sind nun recht komplicirter Natur, ihr Verständnis habe ich durch eine Reihe von Schemata zu erleichtern versucht (Textfigg. 7—12). Zunächst streckt sich das Bläschen etwas in die Länge und beginnt sich dabei gleichzeig zu krümmen, derart, dass deutlich ein äußerer und ein innerer Schenkel zu unterscheiden sind (Textfig. 8, Fig. 149, Taf. XII). Diese Krümmung verschärft sich immer mehr unter gleichzeitigem beträchtlichem Längenwachsthum des nunmehr schlauchförmigen Gebildes (Fig. 150 *n* auf Taf. XII), an dessen beiden Enden sich nun im Wesentlichen die folgenden Veränderungen abspielen. Der ursprünglich äußere Schenkel beginnt sich nach innen gegen die Mittellinie hin über den anderen hinwegzuschieben (Textfig. 9 *png*), der innere Schenkel dagegen wächst unter starker Abflachung des Epithels an seinem äußersten Zipfel gegen die Mittellinie hin, um sich ventral vom Darme mit dem entsprechenden Theile der anderen Seite zu vereinigen (Texfigg. 9, 10). Die einzelnen Phasen dieses Vorganges zeigen uns die Figg. 151 auf Taf. XII und 148 auf Taf. XI. In ersterer Figur sind die beiden zur Vereinigung strebenden Zipfel (*rst*) noch weiter von einander entfernt, ihre Wachsthumsrichtung gegen den Enddarm hin ist jedoch bereits deutlich ausgeprägt, und in Fig. 148 hat sich die Vereinigung bei *rst* völlig vollzogen. Dieser Schnitt entspricht mithin etwa dem vorderen Theile des in Textfig. 10 dargestellten Stadiums. Inzwischen ist auch der hintere oder äußere Schenkel in seiner Entwicklung nicht zurückgeblieben, die Verschiebung nach der Medianlinie machte plötzlich Halt und das vordere Ende drängte direkt nach vorn, so



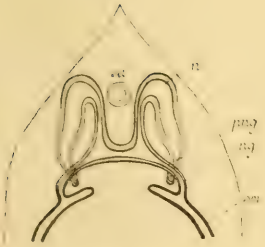
Textfig. 7.

Textfig. 8.

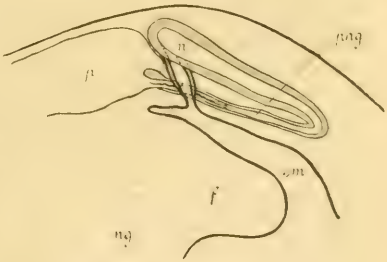


Textfig. 9.

Textfig. 10.



Textfig. 11.



Textfig. 12.

Fig. 7—11. Schematische Darstellung der Nierenentwicklung von Dreissensia in auf einander folgenden Stadien. Erklärung im Texte.

Fig. 12. Schematische Darstellung der ausgebildeten Niere von Dreissensia. Seitenansicht von Textfigur 11. Erklärung der Buchstaben siehe hinten in der allgemeinen Figurenerklärung, eben so wie für die vorhergehenden Figuren.

dass es ventralwärts zu beiden Seiten der eben erwähnten Vereinigungsstelle hervortritt (*pwg*). Diese beiden Zipfel stoßen direkt an die hintere Wand des Perikards, welches ja unmittelbar vor der Niere gelegen ist, sie öffnen sich in dasselbe und stellen somit die Verbin-

dung von Perikard und Niere her. Hand in Hand mit diesen Veränderungen vollzogen sich andere wiederum an der Vereinigungsstelle beider Nieren, die zur Bildung des Nierenausführganges führen. Dieselben sind in einem Zwischenstadium auf Fig. 154 dargestellt. Die äußeren Partien der breiten Querverbindung beider Nierenhälften beginnen sich zipfelförmig auszuziehen, dicht an den ventralwärts gelegenen Perikardialnierengang (*png*) angeschmiegt. Diese zunächst nach außen gerichteten Zipfel wenden sich bald direkt ventralwärts und stoßen nun auf die seitlichen Mantelfalten, mit denen sie alsbald unter Bildung der äußeren Nierenöffnung verschmelzen. Zwar geschieht dies nicht direkt, sondern unter Vermittelung einer kleinen Einstülpung, welche die Mantelfalte dem Nierenzipfel jederseits entgegensendet, aber immerhin ist diese Betheiligung des Körperepithels an der Bildung des Nierenausführganges nur eine geringe. In Fig. 155 tritt dies sehr deutlich hervor, der Nierenausführgang (*ng*) ist zu seinem weitaus größten Theile noch aus den typischen, vacuolenreichen Elementen des Nierenepithels zusammengesetzt und nur sein alleräußerstes Ende weist bedeutend dunkler gefärbte, dicht gedrängte Zellkerne auf, deren Ähnlichkeit mit dem Mantelepithel unverkennbar ist. Von weiteren inzwischen vollzogenen Veränderungen ist zunächst zu erwähnen, dass sich der ganze mittlere Theil des Nierenschlauches sehr mächtig ausgedehnt hat, namentlich in der Richtung nach hinten, dass ferner der Perikardialnierengang in seinem Inneren eine mächtige Wimperflamme entwickelt hat, die auf den Querschnitten als feine Streifung innerhalb des engen Ganges hervortritt (Figg. 154, 155 *png*), auf den Längsschnitten dagegen deutlich die langen Cilien unterscheiden lässt. An der Einmündungsstelle in das Perikard liegt stets am oberen Ende des Ganges eine sehr große, vacuolenreiche Zelle mit mächtigem Kerne, welche in die Pericardhöhle vorragt (Fig. 156, 157 *ne*), und diese Bildung verleiht der betreffenden Stelle ein sehr charakteristisches Ansehen, sie erinnert unwillkürlich an die freie Trichteröffnung der Nephridien mancher Anneliden und bildet wohl einen stärkeren Ansatzpunkt der Cilien. Hiermit sind alle Theile der Niere fertig ausgebildet. Sie ähnelt in ihrem Bau recht bedeutend der Beschreibung Rankin's von Anodonta cygnea. Der Ausführgang (*ng*) führt zunächst schräg nach vorn und innen (vgl. hierzu wie dem Folgenden die Textfigg. 11 und 12), und spaltet sich sodann schon im Bereiche des sekretorischen Nierenepithels, indem ein breiter Ast sich mit der gegenüberliegenden Seite verbindet und ein zweiter direkt dorsalwärts zieht, um

hier in die eigentliche stark erweiterte Niere überzugehen (Fig. 155). Dieser weite Nierensack zieht nun nach hinten bis in die Gegend des Visceralganglions und hinteren Schließmuskels (Fig. 58, 59 *n*), biegt scharf um und zieht, sich sehr stark verengend, wieder in umgekehrter Richtung nach vorn. Den Unterschied des Umfangs beider Schenkel im hinteren Drittel zeigt sehr klar ein Querschnitt (Fig. 153), der Querdurchmesser des stark vacuolisirten Nierensackes (*n*) übertrifft sehr bedeutend den engen Perikardialnierengang (*png*). Dieser selbst zieht also wieder weit nach vorn, ventral unter der Verbindungsbrücke beider Nierensäcke hindurch und mündet endlich als am weitesten nach vorn vorgeschobener Theil der Niere in das Perikard.

Was den histologischen Bau der Niere betrifft, so habe ich kaum dem Gesagten noch etwas hinzuzufügen, die Hauptmasse des ganzen Organs wird von dem blassen, stark vacuolisirten Nierenepithel mit einzelnen, zerstreut liegenden Kernen eingenommen (Figg. 154, 155), wir vermissen dasselbe nur an einer ganz kurzen Strecke bei der Ausmündung in die Mantelhöhle und an dem Perikardialnierengang. Letzterer besitzt ein einfaches kubisches Epithel, und in seinem Inneren eine mächtige Wimperflamme. Er endet mit der bereits erwähnten großen Endzelle.

Während Lovén an seinen Muschellarven nur das Auftreten des Nierenbläschens mit seinem Ausführgang zu konstatiren vermochte ohne nähere Angaben über die Art seiner Entstehung, und Hatschek die Nierenanlage bei Teredo überhaupt nicht aufzufinden vermochte, giebt Ziegler eine genauere Beschreibung dieser Verhältnisse bei Cyclas. Er leitet die Nieren aus Mesodermzellen ab, die sich hinter dem »Perikardialbläschen« zu einem Kanale anordnen, der später mit dem Ektoderm einerseits und dem Perikard andererseits in Verbindung tritt. Leider kann ich auch hier, ganz wie bei der Perikardentwicklung, einige Zweifel nicht unterdrücken, ob dem beobachteten jüngsten Stadium des Mesodermhaufens nicht noch andere vorausgehen, die erste Differenzirung also seiner Beobachtung entgangen sei. Die weitere Ausbildung der Niere weicht natürlich in mancherlei Punkten von derjenigen der Dreissensia ab, wie es der verschiedene Bau der betreffenden Organe nicht anders erwarten lässt.

Ältere Autoren, wie Ganin und Ray Lankester, leiten die Niere bei Cyclas und Pisidium aus einer Einstülpung oder einer Wucherung des Ektoderms ab, doch ist es unmöglich, diese Angaben hier mit besonderem Vortheile zu verwerthen, da Verwechslungen mit anderen Organanlagen (Ganglien) sehr leicht untergelaufen sein können.

F. Schmidt endlich glaubt bei Unioniden die Niere aus mesodermalen Zellgruppen in der hinteren Körperregion ableiten zu müssen. Sie ordnen sich jederseits zu Bläschen an, die bald zu kurzen Schläuchen auswachsen. Noch unbestimmter sind die Angaben von Schierholz über denselben Gegenstand, er leitet die Niere ebenfalls vom Mesoderm ab.

Die übrige Molluskenlitteratur betreffs der Nierenentwicklung brauche ich hier nicht weiter zu diskutiren, da ich dieselbe einmal in meiner Limax-Entwicklung bereits eingehend besprochen habe, und dann die späteren Entwicklungsstadien, auf die es hier allein noch ankommt, kaum noch viele Vergleichspunkte darbieten; dazu machen sich die speciellen Organisationsverhältnisse der einzelnen Gruppen im Gange der Entwicklung bereits allzu sehr bemerkbar.

11. Genitalorgane.

Ein letzter Organkomplex endlich bleibt uns noch zu betrachten übrig, die Genitalorgane. Auffallenderweise und im Gegensatze zu manchen anderen Thiergruppen differenziren sich dieselben erst auf sehr späten Stadien, nachdem die Muschellarve schon längst zur festsitzenden Lebensweise übergegangen ist. Zurückzuleiten sind dagegen ihre Elemente bis zu dem vom Ektoderm sich loslösenden Zellenhäufchen, von dem wir bereits erfuhren, dass es Perikard, Herz und Niere ihren Ursprung gab, und in dem nun also auch noch die Genitalanlage enthalten ist. Eigenthümlich dabei ist nur, dass ein so langer Zeitraum dazwischen liegt, bis die sichtbare Differenzirung vor sich geht, und dazu noch aus Zellelementen, die scheinbar schon einer speciellen Funktion sich angepasst haben, nämlich aus Perikardzellen. Vor dem Beginn der eigentlichen Differenzirung nämlich ist an der Perikardwandung nicht im geringsten irgend eine Verschiedenheit innerhalb der sie zusammensetzenden Zellen zu erkennen, plötzlich auf einem ganz scharf bestimmten Altersstadium an einer ganz bestimmten Stelle ändern einige Zellen ihr Aussehen, die länglich gestalteten, kleinen Kerne, wie sie für die Perikardzellen typisch sind, nehmen an Umfang zu, ihr gleichmäßig vertheiltes Chromatin zieht sich hauptsächlich an die Wandung des Zellkernes zurück, ein mächtiger Nucleolus tritt im Inneren auf, Habitus und Aussehen der Kerne ist hierdurch total verändert. Diesen so eben geschilderten Process stellen uns die Figg. 158—160 auf Taf. XII dar. In Fig. 158 sehen wir in der Perikardwand (*pw*) an einer bestimmten Stelle, die ich sogleich noch schärfer fixiren werde, einzelne

Zellkerne (*gz* sich vor den übrigen durch eine hellere Struktur und eine, wenn auch geringe Größenzunahme auszeichnen. Auf dem sich unmittelbar anschließenden Stadium von Fig. 159 (*gz*) ist dieses Verhalten noch weit stärker ausgeprägt und eben so auf Fig. 160, wo auch die inzwischen mächtig entwickelten Nucleolen deutlich hervortreten.

Doch ehe wir weiter gehen, müssen wir etwas genauer den Ort dieser Anlage uns betrachten. Wie schon erwähnt, ist dieser Ort außerordentlich genau festgelegt, er findet sich im hinteren, ventralen Theile der Perikardwand, in einem mittleren Streifen derselben, der zwischen den beiden Perikardialnierengängen gelegen ist (vgl. Figg. 158 und 159 auf Taf. XII). Im Verhältnis zur Niere liegt die Anlage genau da, wo die Perikardwand von vorn kommend nach oben umbiegt, um sich an die unmittelbar dahinter gelegene Verbindungsstelle beider Nieren anzulegen (Figg. 165, 166 auf Taf. XIII *pw* und *gz*). Es ist desshalb auch stets auf den Schnitten, welche die Genitalanlage darstellen, unmittelbar über der Perikardwand der äußerste vorderste Zipfel der Vereinigungsstelle beider Nieren getroffen (Figg. 158—160 *n*). Eine weitere Erläuterung für die Lagebeziehung dieser einzelnen Komplexe unter einander giebt uns Fig. 59 auf Taf. V, wo wir das Genitalhäufchen (*gz*) deutlich als kleines Knötchen an der Ventralseite des Perikards und vor der Niere gelegen antreffen. Äußerst interessant ist, dass dies genau die Stelle ist, wo bei den primitiven Muscheln die Geschlechtsprodukte in das Perikard gelangen, nämlich an der Mündung des Renoperikardialganges. Hier behält die Genitalanlage freilich diese Lage nicht bei, sondern beginnt später etwas weiter nach vorn zu rücken, unter gleichzeitiger Loslösung vom Perikard. Diese Loslösung erfolgt sehr früh, die ersten Andeutungen derselben treten in Fig. 160 auf Taf. XII hervor, wo einzelne Zellen (*gz*) sich bereits weit über die Perikardwandung vorgebuchtet haben. Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium der Loslösung giebt uns Fig. 161, wo nur die eine Hälfte noch in innigem Zusammenhange mit dem Perikard steht, und auf Fig. 162 endlich ist die Genitalanlage (*gz*) völlig frei geworden, sie liegt als ein kleiner, länglicher Zellenstreifen ventral vom Perikard. Noch deutlicher zeigt die völlige Loslösung vom Perikard der Querschnitt der Genitalanlage von einem etwas älteren Stadium (Fig. 166 *gz*). Nun tritt auch eine sehr rege Kernvermehrung innerhalb der Anlage selbst auf, dieselbe wächst schnell zu einem mächtigen Zellhaufen heran (Figg. 163, 164, 167 *gz*), der zweierlei Elemente in sich enthält, einmal die eigentlichen

Genitalzellen von dem bereits oben beschriebenen Bau, und dann die Follikelzellen, welche sich in nichts von den übrigen Körperzellen unterscheiden. Während betreffs der Entstehung der Genitalzellen kein Zweifel dagegen erhoben werden kann, dass sie alle der Perikardwand entstammen, so ist diese Frage in Hinsicht auf die Follikelzellen nicht ohne Weiteres mit Sicherheit zu lösen. Zwar glaube ich nach alle dem, was ich von diesen Stadien gesehen habe, dass sie ebenfalls gleichzeitig mit den eigentlichen Genitalzellen sich vom Perikard loslösen, wie es uns zweifelsohne für einige derselben Figg. 161 und 162 zeigen. Doch darf ich andererseits nicht verschweigen, dass die Möglichkeit eines Zutritts von Mesenchymzellen im Hinblick auf Stadien, wie Fig. 160 beispielsweise eines darstellt, nicht direkt von der Hand zu weisen ist. Immerhin sehr stark kann diese Betheiligung unter keinen Umständen sein, denn die Zahl der hier zerstreut umherliegenden Mesenchymzellen ist eine so geringe, dass eine regere Antheilnahme an diesen Vorgängen sich dem Auge nicht entziehen könnte, namentlich in Rücksicht auf die rege Vermehrung der Elemente innerhalb des Genitalhäufchens selbst.

Die ältesten Stadien, bis zu welchen ich die Genitalanlage verfolgt habe, werden durch die Figg. 164, 166, 167 auf Taf. XIII dargestellt, auf Fig. 164 im Längsdurchmesser der ganzen Anlage, auf Fig. 166 im Querschnitte. Die Anfangs ziemlich genau nur in der Medianebene gelegene Genitalplatte (Fig. 164 *gz*), beginnt sich bald nach den beiden Seiten und zugleich in der Richtung nach vorn hin auszudehnen. Sie tritt auf diese Weise schließlich sehr nahe bis an die Mantelfalten heran, die sie in Fig. 167 fast berührt. Dieses Auseinanderweichen nach beiden Seiten hat eine Spaltung der ursprünglich durchaus unpaaren Platte zur Folge, und statt derselben liegen nun zwei getrennte Genitalhaufen zu beiden Seiten der Muschel. Auf dem Stadium von Fig. 167 ist diese Trennung nahezu erfolgt, da (auf einem anderen Schnitte) nur noch eine ganz schmale Verbindungsbrücke zu konstatiren ist, auf etwas älteren Stadien jedoch ist die Trennung in zwei Hälften völlig vollzogen.

Ob und wie weit ein besonderer Ausführgang von Seiten der beiden Mantelfalten als Einstülpung derselben noch geliefert wird, vermag ich nicht zu sagen, da auf den ältesten von mir untersuchten Stadien noch nichts von einem solchen mit Sicherheit festzustellen war. Sehr groß und umfangreich kann derselbe jedoch unter keinen Umständen sein, wie ja die Geschlechtsausführgänge überhaupt bei vielen Muscheln von recht untergeordneter Bedeutung sind, ganz im Gegen-

satze zu den Gastropoden, wo sie eine so bedeutsame Rolle spielen. Von Xylotrya fimbriata wird eine kleine Ektodermeinstülpung an der Genitalpapille angegeben, während der größere Theil des Geschlechtsganges von der Genitalanlage selbst geliefert wird, und diese Angaben lassen sich völlig mit dem vereinigen, was ich bei Dreissensia gesehen habe.

Für die wenigen bisher auf ihre Genitalanlage untersuchten Muscheln finden wir stets eine Ableitung derselben aus dem Mesoderm. Aus Mesodermzellen entstehen die Genitalorgane bei Xylotrya fimbriata nach Sigerfoos, aus den Mesodermstreifen differenziren sie sich bei Cyclas nach Ziegler. Eingehender sind nur die Untersuchungen Ziegler's. Die Genitalzellen ziehen auf älteren Stadien als ein Zellenstrang quer von einer Seite des Körpers zur anderen, unmittelbar unter dem Perikard, wodurch die Ähnlichkeit der betreffenden Stadien von Cyclas mit denen von Dreissensia sehr stark hervortritt. Auf den jüngeren Stadien gehen unsere Befunde dagegen weit aus einander, Ziegler leitet die Genitalzellen direkt aus zerstreut liegenden Zellen seiner Mesodermstreifen ab, wogegen ich nur bemerken kann, dass mir der Abstand zwischen diesen Stadien und den nächstfolgenden, wo bereits der Genitalstrang ausgebildet ist, ein zu großer zu sein scheint, als dass sich nicht ein Irrthum in ihre Deutung hätte einschleichen können, so dass die Möglichkeit einer anderen Ableitung immerhin auch für Cyclas noch offen steht.

Und in dieser Annahme werde ich noch bestärkt durch die Übereinstimmung, welche in dieser Frage ein Prosobranchier (Paludina) mit Dreissensia zeigt. Nach v. Erlanger — und diese Beobachtungen wurden von Tönniges in einer vorläufigen Mittheilung bestätigt — tritt die Genitaldrüse hier als eine Einstülpung des Perikards auf, die sich zu einem Bläschen abschnürt und mit einem umfangreichen, aus einer Einstülpung der Mantelhöhle hervorgegangenen Ausführgang vereinigt, wobei sie jedoch selbst auch noch ein kurzes Stück der Leitungswege zu bilden scheint. Die weiteren Differenzirungen interessiren uns hier nicht, sie stehen in engem Zusammenhange mit den besonderen Organisationsverhältnissen der Prosobranchier überhaupt, so vor Allem mit dem unpaaren, einseitigen Auftreten der Keimdrüse und den komplicirten Leitungswegen. Nochmals hervorzuheben ist dagegen die fundamentale Übereinstimmung von Lamellibranchiaten und Prosobranchiern in der direkten Ableitung der Genitaldrüse aus der Perikardwand, sei es nun durch einen sich loslösenden Zellenhaufen oder durch eine regelrechte, sich abschnürende Einstülpung.

Auf die übrigen Untersuchungen über Gastropoden einzugehen verlohnt sich kaum der Mühe, da ein sicherer Vergleich nach den bisherigen, sich direkt widersprechenden Angaben kaum durchzuführen ist. Mesodermal ist die Bildung der Genitaldrüse nach Eisig und Klotz bei Limnaeus, nach Brock bei Limax; entodermal ist sie nach Fol bei den Pteropoden und nach Giard bei Lamellaria; ektodermal endlich ist sie nach Ganin und Rouzaud bei den Basommatophoren, nach Joyeux-Laffuie bei Oncidium celticum. Nicht minder widersprechend sind die Angaben über die Entstehung der Leitungswege. Da wir dieselben hier erst recht nicht weiter verwerthen können, so verweise ich betreffs dieses Punktes auf die Zusammenstellungen von Schiemenz und v. Erlanger, wo alle bisherigen Angaben übersichtlich zusammengestellt sind.

VII. Die „Keimblätter" der Mollusken und die phyletische Stellung der Trochophoralarve.

Die Entwicklung von Dreissensia stellt sich als eine fortlaufende Entfaltung von Organen dar. Diese Entfaltung beginnt mit der Bildung der ersten Furchungsebene, sie schreitet successive fort und findet ihren Abschluss mit der Differenzirung der Geschlechtsorgane. Als die am frühesten sich scharf sondernden Organanlagen lernten wir Schalendrüse, larvales Mesenchymmuskelgewebe, sowie Mitteldarmanlage kennen. Es folgte die gemeinsame Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen, sodann die einzelnen Gangliensysteme, Mesenchymmuskelgewebe des Fußes u. s. f. Die weitaus meisten aller dieser einzelnen Organsysteme ließen sich direkt auf eine specifische Sonderanlage zurückführen, als deren Mutterboden stets eine einfache Zellenschicht anzusehen war, welche auf den jüngsten Stadien die Furchungskugeln darstellte, auf älteren als Blastulazellen einen einfachen Hohlraum umschloss und später als Ektoderm den Körper der Larve außen umzog. Eine einzige Anlage enthielt nach bereits vollzogener Sonderung noch mehrere Organkomplexe untrennbar in sich vereinigt, die Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen. In gewissem Sinne können wir dasselbe von der Scheitelplatte sagen, die ebenfalls drei verschiedene Organe in sich enthielt, das eigentliche larvale Sinnesorgan, die Cerebralganglien, und endlich die Mundlappen. Am unsichersten zu deuten nach ihrer specifischen organbildenden Leistung waren die Zellen des larvalen Mesenchymmuskelgewebes, sie liefern neben den larvalen Muskelsystemen auch diejenigen der erwachsenen Muschel, eine schärfere Präcisirung

ist innerhalb dieses, sich sehr frühzeitig auflösenden Zellkomplexes nicht möglich.

Die Art der Differenzirung und Loslösung erfolgte theils durch Einstülpung, theils durch Einwucherung, die beiden gewöhnlichen Vorgänge in der Entwicklung eines Thieres, wobei jedoch durchaus ein Überwiegen des Modus der Einwucherung von Zellelementen zu konstatiren war. Durch Einstülpung entstanden nur Schalendrüse, sämmtliche Bestandtheile des Darmes und Otocyste, alles Übrige durch Einwucherung. Das Pedalganglion bot uns eine interessante Zwischenstellung beider Modi dar.

Wir sehen also im Laufe der Entwicklung von Dreissensia eine Reihe scharf geschiedener Organanlagen auftreten, die sich der Reihe nach, bald früher, bald später, aus einer indifferenten Zellmasse, als deren Ausgangspunkt die Eizelle und die Furchungskugeln anzusehen sind, herausdifferenziren. Diese einzelnen Organanlagen bilden für sich je ein besonderes System, welches im Wesentlichen der Einwirkung zweier Faktoren unterworfen ist, einmal der Nachwirkung früherer Zustände längst vergangener Ahnengeschlechter und sodann der Beeinflussung von Seiten neu erworbener Eigenschaften der Mollusken überhaupt und sogar der Lamellibranchiaten im Speciellen. Aus diesen beiden Faktoren können wir die Geschichte jedes einzelnen dieser Komplexe für sich feststellen, um so zu einem sicheren Verständnis des Entwicklungsplanes zu kommen.

Direkte Neubildungen der Mollusken finden wir in Schalendrüse und Fuß, erstere hervorgegangen aus dem Bedürfnisse eines Schutzorgans, letzterer aus der Umbildung der Ventralseite zu einer muskulösen Kriechsohle. Wir werden also betreffs dieser Anlagen bei ihren Vorfahren kaum nachzuforschen brauchen, da wir daselbst nichts direkt Vergleichbares finden werden, nur werden eben diese Anlagen natürlich embryonale Zellbezirke der Vorfahren in Besitz nehmen müssen, die ursprünglich zu durchaus anderen Zwecken dienten, indem die Organe, welche zunächst erst auf erwachsenen Stadien ihre Ausbildung und Vervollkommnung erfahren haben, in Folge vorzeitiger Sonderung mit ihren Anlagen in jüngere Stadien modificirend eingriffen. Wir sehen im vorliegenden Falle Schalendrüse und Fuß im Wesentlichen die Abkömmlinge des ersten Somatoblasten der Anneliden trochophora in Besitz nehmen. Neubildungen sind natürlich auch die speciellen Muskelsysteme, ihre Bedeutung ist hier für uns nur eine untergeordnete.

Beziehungen zu Ahnengeschlechtern finden wir dagegen sicher

bei der Mitteldarmanlage, gewöhnlich als Entoderm bezeichnet. Ich vermag nicht einzusehen, wesshalb wir in dieser Anlage etwas Besonderes sehen sollen, das in Gegensatz zu den übrigen gesetzt zu werden verdiente, prägt sich doch ihre nichts weniger als indifferente Natur, wie sie ein Keimblatt doch wohl besitzen müsste, nirgends deutlicher aus, als in der frühen Differenzirung der Leberzellen noch während des Vollzugs der Einstülpung selbst. Die Homologie des Entoderms ist nichts weiter als die phyletische Entwicklungsreihe eines einzelnen Organs, eben des Darmkanals, welche in anderen Thiergruppen beträchtliche Komplikationen durch Einschaltung sekundärer, ursprünglich fremder Zellenkomplexe erleiden kann, in der phyletischen Reihe aber, von der ich hier allein spreche — derjenigen, welche von den Cölenteraten über die Würmer zu den Mollusken führt — sich sehr rein erhalten hat. Bei Würmern wie Mollusken gehen die vegetativen Zellen des Keimes in der Bildung des Darmes auf, woran sich sodann als Neubildungen Stomodäum und Proktodäum anschließen. Sehr interessant sind nun die Verschiebungen, welche diese drei Bestandtheile nach ihrem organbildenden Werthe innerhalb des Phylums der Mollusken selbst erfahren. Bei Dreissensia war die Mitteldarmanlage die weitaus mächtigste, umfangreich war auch noch das Stomodäum, das Proktodäum dagegen nur klein. Bei den Prosobranchiern wird nun dieses Proktodäum ganz unterdrückt, die Mitteldarmanlage hat ihre höchste Ausbildung erreicht, indem sie auch den ganzen Enddarm liefert. Das Entgegengesetzte findet bei den Pulmonaten (Limax) statt, hier dringt das ursprüngliche Proktodäum weit nach innen vor, drängt die Mitteldarmanlage zurück und bildet selbst den ganzen Dünn- und Enddarm, die vegetative Mitteldarmanlage hat ihren niedrigsten Stand in Bezug auf ihre organbildenden Leistungen erreicht, indem ihr nur Lebersäcke und Magen zufallen. Auch nicht entfernt können wir daran denken, uns jetzt schon eine Vorstellung davon machen zu können, welches die wirklichen Ursachen dieser Verschiedenheiten sind, wir müssen uns zunächst mit den reinen Thatsachen begnügen. Scheinbar ist es der Natur völlig gleich, auf welchem Wege sie verfährt, denn, um ein anderes Beispiel herauszugreifen, wenn wir oben die mächtige Entwicklung von *X* auf den Erwerb und die frühzeitige Sonderung einer Schale zurückführten, es braucht dies nicht durchaus der Fall zu sein, bei den Prosobranchiern fehlt *X*, die Furchung ist nicht im geringsten beeinflusst und erst eine spätere regere Theilung kündet die Schalenanlage an.

Die larvale Mesenchymmuskelanlage ist bereits eingehend gelegentlich der Furchung besprochen worden, ihre Geschichte konnte man bis weit zu den Turbellarien-ähnlichen Vorfahren zurückverfolgen und die Verschiebungen feststellen, durch welche sie zu ihrer jetzigen Ausbildung gelangten. Hier scheint bei den Mollusken außerdem eine Verschiebung der Funktion stattgefunden zu haben, der Funktion der Anlage in Rücksicht auf ihre spätere organbildende Leistung. Denn bei den Würmern scheinen die entsprechenden Komplexe den wichtigsten Gebilden der inneren Organisation, Muskulatur, Leibeshöhle, Nephridien und Geschlechtsorganen den Ursprung zu geben, hier spielen sie eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle, sie liefern hauptsächlich Muskelsysteme und einen kleinen Theil des Bindegewebes. Dagegen tritt für die Organe, welche den oben genannten wenigstens zum Theil wohl entsprechen, eine besondere Anlage auf, eben diejenige, welche Herz, Perikard, Niere und Genitalorgane liefert. Über die Beziehungen dieser Organe in beiden Gruppen vermag ich, wie ich gestehen muss, keine sichere Antwort zu geben, wir müssten uns denn auf das Gebiet der reinen Hypothese, der bloßen Möglichkeit begeben. Ist in dieser Anlage in ihrer Gesammtheit nur ein abgespaltener Theil der »Urmesodermzellen« zu sehen, die ja zweifellos bei Anneliden und Mollusken ihrer Entstehung nach identisch sind, oder ist dies vielleicht nur theilweise der Fall und stehen wir dann hier ebenfalls nur Neubildungen? Einen phyletischen Zusammenhang der Genitalorgane in dieser Thierreihe, und wohl auch in dem ganzen Thierreiche, müssen wir doch wohl annehmen, für die Genitalorgane muss also eine Verschiebung der Anlage aus der hinteren Zelle *D* der vierten Generation bei den Anneliden in die erst später erfolgende Sonderanlage der Mollusken erfolgt sein — Zwischenstufen irgend welcher Art fehlen bis jetzt völlig. Schwieriger sind die Beziehungen der übrigen Organe, von Herz, Perikard und Niere, aufzudecken. Ein pulsatorisches Organ des Gefäßsystems kann sehr wohl unabhängig als Neubildung auftreten, diese Annahme ist für das Herz der Mollusken nicht unwahrscheinlich und würde mit seiner besonderen Anlage durchaus im Einklang stehen. Noch schwieriger liegen die Dinge bei Niere und Perikard. Die herrschende Auffassung erleichtert sich die Sache ziemlich, wir finden ein Organ, oder besser einen Theil eines Organs, in welchem Geschlechtsprodukte entstehen können, in welchen ein Exkretionsorgan mündet, wir suchen ein Gebilde mit ähnlichen Eigenschaften bei den Anneliden und treffen auf das Cölom, also ist das Perikard identisch mit

einem reducirten Cölom. Bau, Funktion und Entstehung beider Organe sind dabei im Übrigen grundverschieden von einander. Ob die Niere mit den Segmentalorganen zu vergleichen ist, ist nicht minder zweifelhaft, die anatomischen Verhältnisse der niederen Mollusken scheinen jedenfalls weit eher direkt auf das Wassergefäßsystem der Plattwürmer zurückzuweisen. Auf alle diese Schwierigkeiten kann ich leider nur hinweisen, sie nicht beseitigen, die Aufstellung einer Theorie ohne weitere Beweismittel ist völlig überflüssig, die Lösung wird nur in weiter ausgedehnten Untersuchungen zu finden sein. Rein theoretischen Werth haben desshalb bis jetzt auch nur Vermuthungen, wie sie unter Anderen in neuerer Zeit z. B. von P. und F. Sarasin geäußert wurden, wonach Niere und Perikard als eine ursprüngliche Hautdrüse aufzufassen sei, aus deren Wandung sich später das Herz differenzirte, im Übrigen aber die Homologie mit Segmentalorganen und Cölom der Anneliden beibehalten werden müsse.

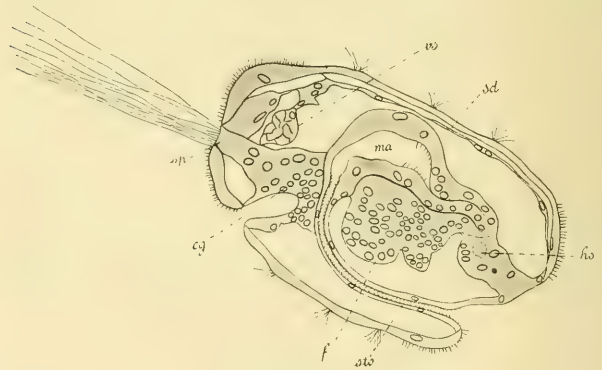
Von den übrigen Organen ist die Urniere als larvales Exkretionsorgan bei Anneliden wie Mollusken sicherlich identisch, mögen auch bei den Anneliden manche Punkte über Entstehung wie histologischen Bau noch der genaueren Aufklärung bedürfen, als letztes Organsystem von Bedeutung bleibt uns desshalb nur noch das Nervensystem zu betrachten übrig. Unstreitig haben wir hier zwei getrennte Anlagen vor uns, von denen die eine der Scheitelplatte entstammt, die zweite im Wesentlichen sich von der Ventralseite der Larve loslöst. Hierdurch bieten sich enge Beziehungen zu den Würmern dar, ja die Art der Entstehung von Pedal- und Visceralganglion bei Dreissensia spricht sogar zunächst für eine mit den Anneliden übereinstimmende Segmentirung. Doch nur äußerlich. Wenn wir sehen, wie die ganze übrige Organisation keine Spur einer derartigen Segmentirung erkennen lässt, wenn wir ferner den Einfluss bereits vollzogener Differenzirung auf jüngere Entwicklungsstadien nicht unterschätzen dürfen, wie uns bereits so manches Beispiel lehrte, so muss uns dies zur Vorsicht mahnen. Nehmen wir als Ausgangspunkt für beide Gruppen etwa die Verhältnisse eines Plattwurmes, so schlugen beide in ihrer Weiterentwicklung durchaus verschiedene Wege ein. Bei den Anneliden erfuhren die ventral gelegenen Nervenstränge eine Segmentirung, die Mollusken behielten die einfachen Stränge zunächst noch bei, derart wie sie jetzt noch Chiton aufweist, es erfolgte dann die Koncentration zu einzelnen Ganglien nach völlig von den Anneliden unabhängigem Modus, demselben, wie ihn jetzt in höchster Vollendung die Prosobranchier aufweisen. Dieser Process der Son-

derung einzelner Ganglienknoten griff nun auf immer jüngere Stadien zurück, an Stelle der sich vom Ektoderm loslösenden Nervenstränge traten einzelne, den Ganglien entsprechende Knoten, die ihre Lage natürlich beibehielten, und dies ist Alles, was von dem primitiveren Verhalten, wie es noch Chiton aufweist, bei den Lamellibranchiaten übrig blieb. Alle übrigen Erscheinungen sind nichts als specielle Anpassungen an den höher ausgebildeten Molluskentypus, zu deren Erklärung wir einer Segmentirung nicht bedürfen.

An Stelle der Keimblätter haben wir also eine Reihe von Organanlagen gesetzt, Primitivanlagen, wie man sie auch genannt hat. In denselben sind entweder nur die Anlagen eines einzigen Organs enthalten, wir haben einen durchaus direkten Entwicklungsgang vor uns, dieselben können jedoch auch als ein selbständiger Komplex noch vor einer Organdifferenzirung auftreten und alsdann mehrere Organanlagen in sich enthalten, wir haben eine zusammengesetzte Primitivanlage vor uns. Beide Begriffe können morphologisch und physiologisch hier und da mit dem zusammenfallen, was man bis jetzt als das eine oder andere Keimblatt bezeichnet, brauchen es aber nicht zu thun. Jede dieser Primitivanlagen muss auf ihren organbildenden Werth aufs schärfste geprüft werden, ihre Wandlungen in dieser Beziehung sowie örtlicher und zeitlicher Verschiebung müssen nach Möglichkeit festgestellt werden, um so zu einer Art Geschichte nicht nur jedes einzelnen Organs, sondern auch seiner Anlage zu gelangen, und erst dann tiefer in das Verständnis des speciellen Entwicklungsganges einzudringen. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte wird dann zu einer wirklichen »Phylogenie der Ontogenien« (Samassa) werden, und in deren Ausbau fallen ihr noch große Aufgaben zu.

Es bleibt uns endlich noch die phyletische Stellung der Trochophoralarve zu erörtern übrig. Dass dieselbe innerhalb des Molluskenphylums nach einem durchaus einheitlichen Plane gebaut ist, dass sie, mit Ausnahme der Cephalopoden natürlich, als die Grundform aller Molluskenlarven aufzufassen ist, darüber besteht wohl kaum ein Zweifel mehr. Gewisse Modifikationen werden sich natürlich stets innerhalb der einzelnen Ordnungen finden, hervorgerufen theils durch Weiterbildungen, theils durch Reduktionen. Wir wollen diese Verhältnisse zum Schlusse noch einer kurzen Betrachtung unterwerfen, Verhältnisse, wie sie im Allgemeinen schon lange als feststehend angenommen werden.

Bei den weitaus meisten Muscheln, so weit deren Entwicklungsgeschichte bis jetzt bekannt ist, kommt eine typische Trochophoralarve von dem gleichen Bau vor, wie ich ihn für Dreissensia beschrieben habe. Von den Süßwassermuscheln (Cycladiden und Unioniden) abgesehen, deren Entwicklung einfach aus einer starken Rückbildung der Trochophoralarve zu erklären ist, finden wir unter den Muscheln nur noch eine einzige abweichende Gruppe, und zwar eigenthümlicherweise gerade diejenigen, welche ihrem anatomischen Bau nach als die ursprünglichsten Formen gelten, nämlich die Protobranchier. Yoldia und Nucula besitzen nach Drew eine Larvenform, die auf den ersten Blick recht bedeutend von einer echten Trochophora abweicht. Wimperkränze umgeben gürtelförmig einen walzigen, tonnenartigen Körper, der an seinem einen Pole einen langen Wimperschopf trägt. Sehen wir uns dagegen die innere Organisation an, wie sie uns in Textfig. 13 entgegentritt, so erkennen wir sofort die



Textfig. 13.

Medianschnitt durch die Larve von Yoldia limatula. Kopie nach Drew. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

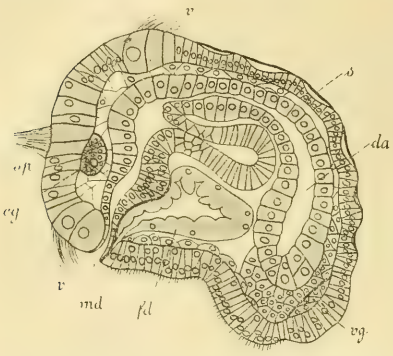
außerordentliche Übereinstimmung in der inneren Organisation, ohne Berücksichtigung zunächst des äußeren larvalen Mantels. Ein langer Ösophagus führt über in den Magen und letzterer durch den Darm zum Enddarm und After. Zwischen Mund und After liegt ventralwärts eine mächtige Verdickung, die dem Fuße, den Pedalganglien etc. den Ursprung geben muss. Die Dorsalseite wird von einem stark abgeflachten Epithel eingenommen, welches später die Schale trägt,

die Vorderseite ist durch den Besitz der Scheitelplatte und des vorderen Schließmuskels ausgezeichnet. Sehr interessant ist vor Allem das Verhalten der Scheitelplatte, wir sehen eine ähnliche Theilung in mehrere Bezirke vollzogen, wie bei Dreissensia. Mehr nach vorn hin liegt eine tiefe Grube, die mit der Bildung des Cerebralganglions in engem Zusammenhange steht, weiter nach hinten liegt der eigentliche larvale Theil der Scheitelplatte, der später zu Grunde geht. Leider sind die Beziehungen der Scheitelgrube zu der Bildung der Cerebralganglien nicht völlig klargestellt, vor Allem, ob sie ganz in ihrer Bildung aufgeht oder abgeworfen wird, oder ebenfalls Beziehungen mit den Mundlappen gewinnt. Dass vorderer und hinterer Schließmuskel ganz die gleiche entsprechende Lage einnehmen, brauche ich kaum besonders zu erwähnen, die einzige Schwierigkeit beim Vergleiche bildet die larvale Hülle, welche den ganzen Körper umhüllt und später abgeworfen wird. Dass diese Hülle in irgend einen Zusammenhang mit dem Velum zu bringen ist, darüber besteht wohl kaum ein Zweifel. Die Frage ist nur die, welche Form als die Ausgangsform anzusehen ist. Die Nuculiden haben in dieser letzteren Hinsicht für sich ihren unzweifelhaft recht primitiven anatomischen Bau voraus, und demnach nimmt auch Drew an, dass das Velum erst sekundär durch eine Zusammenziehung dieser Hülle entstanden sei. Ich muss gestehen, dass ich mich dieser Anschauungsweise nur schwer anzupassen vermag, namentlich, wenn wir die vielen Vergleichspunkte mit der Annelidentrochophora heranziehen, weit ungezwungener erscheint es mir, derartige komplicirte Metamorphosen als das Resultat sekundärer Erscheinungen anzusehen, indem die Velarränder allseits den Körper zu umwachsen begannen und unter Verschmelzung der Ränder schließlich einen vollständigen Mantel bildeten.

Ganz ähnliche Umgestaltungen scheinen die Solenogastren erfahren zu haben, es kommt auch hier zur Ausbildung eines larvalen äußeren Mantels, der später abgeworfen wird, während im Inneren eine Neubildung aller bleibenden Organe stattfindet. Die in drei Segmente zerfallenden Larven von Dondersia wie Proneomenia weisen nach Pruvot dieses Verhalten auf. Leider sind die inneren Verhältnisse, namentlich die näheren Beziehungen der Organe zum Larvenmantel noch nicht genügend bekannt, um mit Erfolg einen Vergleich durchführen zu können.

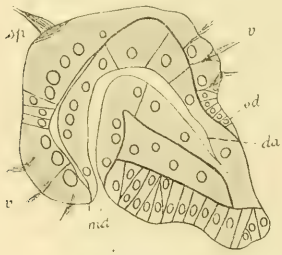
Weit engere Beziehungen finden wir dagegen mit der Larve von Chiton Textfig. 14. Sehen wir von speciellen Modifikationen, wie Komplikation des Darmkanals, Ausbildung der Schalenplatten etc.

ab, so haben wir hier ganz dieselben Verhältnisse, wie bei der typischen Trochophora vor uns. Am vorderen Pole liegt die cilientragende Scheitelplatte und ein ringförmiger Velarkranz, die Ventralseite liefert den Fuß, die Dorsalseite die Schale. Im Ganzen freilich prägt sich die eigenthümliche Gestalt von Chiton in dem Gesammtcharakter der Larve schon recht frühzeitig aus.



Textfig. 14.
Medianschnitt durch die Larve von Chiton Polii. Kopie nach Kowalevsky. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

Dass sich auch die Larven der Solenoconchen, so weit deren Entwicklung überhaupt bekannt ist, durchaus diesem Typus anschließen, das zeigt ein Blick auf Textfig. 15. Scheitelplatte, Velarkranz, Ventralplatte, Schalendrüse, Darmkanal, Alles weist ganz die gleiche Lagerung auf. Am variabelsten ist noch die Anordnung der Cilien des Velarkranzes. Bei Chiton bildeten sie einen einfachen, mächtigen Wimpergürtel, bei Dentalium zerfällt er in drei parallel verlaufende Ringe, und ähnlich stellt er sich bei Patella dar, nur dass hier der mittlere Ring die weitaus mächtigste Ausdehnung erreicht hat.



Textfig. 15.
Medianschnitt durch die Larve von Dentalium. Kopie nach Kowalevsky. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

Im Übrigen weisen auch die Prosobranchier eine außerordentlich große Übereinstimmung mit der Muscheltrochophora auf (Textfig. 16), wieder von speciellen Verhältnissen, wie z. B. der Radulatasche, abgesehen. Der Gegensatz zwischen der mächtigen Ventralplatte, welche

den Fuß zu liefern hat, und der schalentragenden Dorsalseite ist auch hier scharf ausgeprägt, die Vorderseite nimmt wieder Velum und Scheitelplatte ein. Hier bei Patella zeigt das Velum noch ganz die ursprüngliche Grundform, bei anderen, wie z. B. Crepidula (Conklin), fallen die hinteren Theile derselben einer Reduktion anheim, und nur der vordere Theil wird zur Ausbildung der für die Veligerlarve typischen beiden Velarlappen verwandt. In der gleichen Richtung haben sich die Larven der Opisthobranchier, Pteropoden und Heteropoden entwickelt, während bei den Pulmonaten im Zusammenhange mit den veränderten Lebensbedingungen eine starke Reduktion der Larvenform stattgefunden hat, die sich namentlich in der fortlaufenden Unterdrückung des Velums bemerkbar macht.

Textfig. 16.

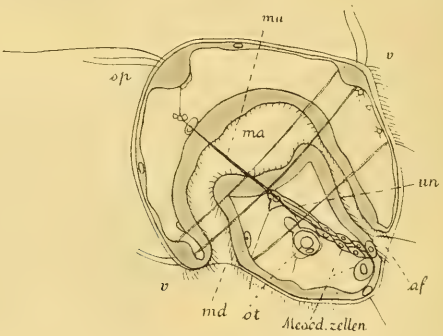
Medianschnitt durch die Larve von Patella. Kopie nach Patten. Erklärungen der Abkürzungen siehe am Schlusse.

Mit diesen Formen haben wir die extremsten und specialisirtesten Vertreter des Phylums der Mollusken erreicht, wenn wir von dem selbständigen Zweige der Cephalopoden ganz absehen, wir müssen seinen Stamm nun nach der umgekehrten Richtung, nach seiner Wurzel und seinem Ausgangspunkte hin verfolgen. Einen näheren Vergleich lassen hier fast nur die Anneliden zu, da wir hier auf eine ganz ähnliche Larvenform treffen. Die noch entfernter stehenden Thiergruppen, wie beispielsweise die Turbellarien, weisen zwar ebenfalls

Textfig. 17.

Medianschnitt durch eine jüngere Larve von Eupomatus uncinatus. Kopie nach Hatschek. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

noch einige wichtige Vergleichspunkte auf, wie sie unter Anderen im Verhältnis der Urniere zu dem Wassergefäßsystem so überraschend hervortreten, eine Weiterführung der Larvenform und deren Organisation, als Ganzes betrachtet, ist, wenn auch sicherlich möglich, so doch zur Zeit ohne weiteres entwicklungsgeschichtliches Material noch nicht auf vollgültige Thatsachen zu gründen. Desto zahlreicher sind dagegen, wie schon gesagt, die Vergleichspunkte zwischen Anneliden- und Molluskentrochophora. Schon im Verlaufe der Furchung konnten wir eine ganze Anzahl übereinstimmender Punkte feststellen, dieselben finden sich nicht minder, wenn wir nun an einer jungen Trochophoralarve die Vergleiche weiter ziehen (Textfig. 17). Äußerlich treffen wir hier wie dort auf ein Velum mit ringförmig angeordneten Cilien, eine Scheitelplatte in der Mitte des Velarfeldes, besetzt mit starken Cilien, im Inneren einen durchaus gleichartig gelagerten Darmkanal, der aus sich völlig entsprechenden Anlagen hervorgegangen ist, zu beiden Seiten desselben einige größere Zellen, die von *M* abstammen. Und nehmen wir ein älteres Stadium, eine ganze Reihe neuer Parallelen tritt hinzu (Textfig. 18). Außer der gleichen



Textfig. 18.
Medianschnitt durch eine ältere Annelidenlarve. Kopie nach Hatschek. Erklärung der Abkürzungen siehe am Schlusse.

Lagerung der eben erwähnten Organe finden wir nun noch ein Exkretionsorgan, welches nahezu die gleiche Lagerung aufweist, bildet sich eine Otolithenblase an ganz entsprechender Stelle aus, treten Muskelfasern auf, die fast in der gleichen Richtung ziehen. Die Verschiedenheiten treten dem gegenüber recht sehr zurück. Es fehlen

der Trochophora von Dreissensia die Ringnerven und Ringmuskeln des Velums, es fehlt ein postoraler Wimperkranz, der so thätigen Antheil am Aufbau des Velums der älteren Annelidentrochophora hat. Sie besitzt dagegen als Besonderheit vor Allem die Schalendrüse, ein specifisches Molluskenorgan, und einige gleichfalls specialisirte Muskelsysteme. Diese Anfangs so geringen Abweichungen nehmen nunmehr im Verlaufe der weiteren Entwicklung stets an Umfang zu, immer mehr machen sich die Erscheinungen bemerkbar, welche beide ihrer so grundverschiedenen inneren wie äußeren Organisation entgegenführen. Bei den Anneliden handelt es sich im Wesentlichen um ein Auswachsen des hinteren Körpertheiles, und damit im Zusammenhange um die Ausbildung äußerer wie innerer Segmentirung, letztere im Wesentlichen verursacht durch die Differenzirung der Mesodermstreifen. Bei den Mollusken unterbleibt ein derartiges Auswachsen in einer Richtung, der gesammte Larvenkörper, mit Ausnahme allein der Velarregion, giebt durch gleichmäßiges Wachsthum nach allen Richtungen hin dem Körper der erwachsenen Muschel den Ursprung, wobei die Differenzirungen an der Ventralseite, sowie die Ausbildung der Sonderanlage von Herz, Niere und Genitalorganen die Hauptrolle spielen. Hier liegt also die Stelle, wo der Typus der Anneliden von demjenigen der Mollusken sich schied, erstere haben nichts gemein mit irgend einem specifischen Zuge der Molluskenorganisation, letztere sind nie mit dem Processe der Segmentirung in Berührung gekommen, die Mollusken sind ungegliederte Thiere und sind es stets gewesen. Gemeinsam ist beiden nur der Ursprung, als Zeuge hierfür ist uns die Trochophoralarve erhalten geblieben, durch ein ähnliches Ahnenstadium, dessen weiter zurückliegende Geschichte wir wahrscheinlich in der Turbellarienorganisation suchen müssen, sind beide hindurchgegangen.

Wie so manchem anderen Autor, so ist es auch mir ergangen. Durchaus skeptisch trat ich an die alte Trochophoratheorie heran, jetzt muss ich gestehen, dass die Untersuchung der Entwicklung von Dreissensia mich völlig zu ihr zurückgeführt hat, der enge Zusammenhang von Anneliden und Mollusken durch das Bindeglied der Trochophoralarve muss als eine durchaus bewiesene Thatsache der vergleichenden Entwicklungsgeschichte betrachtet werden.

Marburg i. H., Mai 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. J. F. Babor, Über das Centralnervensystem von Dreissensia polymorpha. Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Prag 1895.
2. Th. Barrois, Note sur l'embryogénie de la moule commune. Bull. scient. du dép. du nord. 2. sér. 2. ann.
3. Th. Barrois, Le stylet cristallin des Lamellibranches. Rev. biol. du nord de la France. Bd. I. 1889. (Nach dem Neapler Jahresbericht.)
4. F. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI. 1882.
5. F. Blochmann, Eine frei schwimmende Muschellarve im Süßwasser. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
6. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
7. M. Braun, Über die postembryonale Entwicklung unserer Süßwassermuscheln. Zool. Anz. Bd. I. 1878.
8. J. Brock, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen etc. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
9. L. Carl, Die embryonale Entwicklung von Asplanchna Brightwellii. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899.
10. D. Carazzi, L'embriologia dell' Aplysia limacina fino alla formazione delle strisce mesodermiche. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.
11. H. E. Crampton, Reversal of cleavage in a sinistral Gasteropod. Annals N. Y. Acad. Sc. VIII. 1891.
12. H. E. Crampton, Experimental studies on Gasteropod development. Arch. Entwicklungsmech. Organismen. Bd. III. 1896.
13. E. G. Conklin, The embryology of Crepidula. Journ. Morphol. Vol. XIII. 1897.
14. E. G. Conklin, Cleavage and differentiation. Biol. Lect. Wood's Holl. 1896/1897. Boston 1898.
15. G. A. Drew, Notes on the embryology, anatomy, and habits of Yoldia limatula. Johns Hopk. Univ. Circul. Vol. XVII. Baltimore 1897.
16. G. A. Drew, Some observations on the habits, anatomy, and embryology of members of the Protobranchia. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.
17. G. A. Drew, Yoldia limatula. Mem. Biol. Labor. John Hopk. Univ. IV. 3. 1899.
18. H. Eisig, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnaeus. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
19. H. Eisig, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XIII. 1899.
20. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. I. Bythinia tentaculata. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. 1891/1893.
21. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
22. W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgesch. der Najaden. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXI. 1875.
23. W. Flemming, Notiz zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Diese Zeitschrift. Bd. XXVI. 1876.

24 H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes. Arch. Zool. exp. gén. Tome IV. 1875.
25 H. Fol, Sur le développement des Hétéropodes. Ibid. Tome V. 1876.
26 H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Ibid. Tome VIII 1880.
27 F. A. Forel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Inaug. Diss. Würzburg 1866.
28 T. Fujita, Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zool. Magaz. Vol. VII. Tokyo 1895.
29 M. Ganin, Beiträge zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte. 1873. Referat von Hoyer in: Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von Hofmann und Schwalbe. Bd. I. 1873.
30 M. A. Giard, Sur l'embryogénie du Lamellaria perspicua. Compt. rend. Paris 1875.
31 A. Goette, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
32 A. C. Haddon, Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXII. 1882.
33 B. Hatschek, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. III. 1880.
34 B. Hatschek, Entwicklung der Trochophora von Eupomatus enecinatus. Ebenda. Bd. VI. 1885.
35 H. Heath, The development of Ischnochiton. Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ontog. Bd. XII. 1899.
36 R. Hevmons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.
37 S. J. Holmes, Preliminary account of the cell lineage of Planorbis. Zool. Bull. Vol. I. 1897.
38 R. Horst, De Ontwikkelingsgeschiedenes van de Oester. (Mit französischer Übersetzung.) Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. Suppl. Deel I. 1882.
39 R. T. Jackson, The development of the oyster, with remarks on allied genera. Proc. Bost. Soc. nat. hist. Vol. XXIII. 1888.
40 H. S. Jennings, The early development of Asplanchna Herrickii. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. College. Vol. XXX. 1896
41 H. v. Ihering, Über die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876
42 H. v. Ihering, Anodonta und Glabaris. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891
43 J. Joyeux-Laffuie, Organisation et développement de l'Oncidie. Zool. exp. gén. Tome X. 1882.
44 N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
45 J. Klotz, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus. Jen. Zeitschr. Bd. XXIII. 1889.
46 N. Kowalewitsch, Zur Entwicklungsgeschichte von Clione limacina. Biol. Centralblatt. Bd. XI. 1891.
47 C. A. Kofoid, On the early development of Limax. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XXVII. 1895
48 E. Korschelt, Über die Entwicklung von Dreissena polymorpha. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin. 1891

49. K. Kostanecki, Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Arch. mikr. Anat. Bd. LI. 1898.
50. M. A. Kowalevsky, Étude sur l'embryogénie du Dentale. Annal. mus. hist. nat. Marseille. Tome I. 1883.
51. M. A. Kowalevsky, Embryogénie du Chiton Polii. Ibidem.
52. A. Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Monogr. Leipzig 1884.
53. H. Lacaze-Duthiers, Mémoire sur le développement des branchies des mollusques acéphales lamellibranches. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tome V. 1856.
54. F. Leydig, Über Cyclas cornea. Arch. f. Naturgesch. 31. Jahrg. 1865.
55. F. R. Lillie, The embryology of the Unionidae. Journ. Morphol. Vol. X. 1895.
56. F. R. Lillie, Adaptation in cleavage. Biolog. Lect. Wood's Holl. 1897/1898. Boston 1899.
57. S. Lovén, Beiträge zur Kenntnis der Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Stockholm 1879. Übersetzt aus: Abh. königl. schwed. Akad. Wiss. für 1848.
58. L. Manfredi, Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti R. Acc. sc. fis. mat. Vol. IX. Napoli 1882.
59. G. Mazzarelli, Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opistobranchi. Atti R. Acc. Lincei. Ser. 5. Vol. I. Roma 1892.
60. E. v. Martens, Eine eingewanderte Muschel. Zool. Garten. 6. Jahrg. 1865.
61. J. P. McMurrich, Existence of a postoral band of cilia in Gasteropod Veligers. Ann. Mag. nat. hist. 5. Ser. Vol. XVI. 1885.
62. A. D. Mead, Preliminary account of the cell lineage of Amphitrite and other Annelids. Journ. Morph. Vol. IX. 1894.
63. A. D. Mead, Some observations on maturation and fecundation in Chaetopterus pergamentaceus. Ibid. Vol. X. 1895.
64. A. D. Mead, The early development of marine annelids. Ibid. Vol. XIII. 1897.
65. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. Furchung und Keimblätterbildung. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
66. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Die Larvenperiode. Ebenda. Bd. LXIII. 1898.
67. J. Meisenheimer, Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Ebenda. Bd. LXV. 1899.
68. J. Meisenheimer, Zur Eiablage der Dreissensia polymorpha. Plöner Forschungsberichte. Theil 7. 1899.
69. M. Metcalf, Contributions to the embryology of Chiton. Stud. Biol. Lab. John Hopk. Univ. Vol. V. 1893.
70. Nehring, Über das fossile Vorkommen von Cervus dama, Cyprinus carpio und Dreissena polymorpha in Norddeutschland. Sitzungsber. Gesellsch. naturforsch. Freunde. Berlin 1883.
71. A. Nekrassov, Einige Bemerkungen über das Entstehen der Urniere bei Limnaea. Zool. Anz. Nr. 590. 1899.
72. W. Patten, The embryology of Patella. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1885.
73. P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biologie. Tome XI. 1891.

74. M. G. Pruvot, Sur le développement d'un Solénogastre. Compt. rend. Paris. Vol. CXI. 1890.

75. M. G. Pruvot, Sur l'embryogénie d'une Proneomenia. Ibid. Vol. CXIV. 1892.

76. M. A. de Quatrefages, Mémoire sur l'embryogénie des tarets. Ann. sc. nat. 3. Sér. Zool. Tome XI. 1849.

77. C. Rabl, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. X. 1876.

78. C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.

79. W. M. Rankin, Über das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. XXIV. 1890.

80. E. Ray Lankester, Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Transact. roy. soc. London. Vol. CLXV. 1875.

81. E. Ray Lankester, Remarks on the shell-gland of Cyclas and the Planula of Limnaeus. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XVI. 1876.

82. H. Rouzaud, Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Trav. orig. Labor. zool. Fac. sc. Montpellier. 1885.

83. M. Salensky, Études sur le développement du Vermet. Arch. Biologie. Tome VI. 1887.

84. M. Salensky, Bemerkungen über Haeckel's Gastraea-Theorie. (Larve von Ostrea.) Arch. Naturgesch. 40. Jahrg. 1874.

85. P. Samassa, Bemerkungen über die Methode der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.

86. P. B. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bythinia tentaculata. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1883.

87. P. u. F. Sarasin, Aus der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Vaginula. Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. II. Bd. Die Landmollusken von Celebes (p. 72 ff.). Wiesbaden 1899.

88. P. Schiemenz, Die Entwicklung der Genitalorgane der Gastropoden. Biol. Centralblatt. Bd. VII. 1888.

89. C. Schierholz, Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

90. C. Schierholz, Über Entwicklung der Unioniden. Denkschr. math.-naturw. Klasse. kais. Akad. Wiss. Wien. Bd. LV. 1888.

91. F. Schmidt, Vorläufiger Bericht über Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung von Anodonta. Sitzungsber. Dorp. Nat. Ges. 1885.

92. F. Schmidt, Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. Naturgesch. 51. Jahrg.

93. F. Schmidt, Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Abth. Anat., Ontog. Bd. VII. 1894.

94. F. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. Ebenda. Bd. VIII. 1895.

95. O. Schmidt, Über die Entwicklung von Cyclas calyculata. Müll. Archiv. 1854.

96. C. P. Sigerfoos, The Pholadidae. I. Note on the early stages of development. John Hopk. Univ. Circul. Vol. XIV. 1895. (Nach dem Neapler Jahresbericht.)

97. C. P. Sigerfoos, The Pholadidae. II. Note on the organization of the larva, and the post-larval development of Ship-worms. John Hopk. Univ. Circul. Vol. XV. 1896.
98. H. Stauffacher, Eibildung u. Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. XXVIII. 1894.
99. H. Stauffacher, Die Urniere bei Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
100. P. Stepanoff, Über die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von Cyclas. Arch. Naturgesch. Jahrg. 31. 1865.
101. C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
102. C. Tönniges, Zur Organbildung von Paludina vivipara mit besonderer Berücksichtigung des Perikardiums, des Herzens und der Niere. Sitzungsberichte Ges. Bef. ges. Nat. Marburg. 1899.
103. J. P. van Beneden, Mémoire sur le Dreissena, nouveau genre, da la famille des Mytilacées etc. Ann. sc. nat. 2. Sér. Tome III. 1835.
104. C. Viguier, Sur la segmentation de l'oeuf de la Tethys fimbriata. Compt. rend. Paris. Tome CXXV. 1897.
105. C. Viguier, Contribution à l'étude du développement de la Tethys fimbriata. Arch. Zool. exp. gén. Vol. VI.
106. W. Weltner, Zur Entwicklung von Dreissensia. Zool. Anz. Nr. 379. 1891.
107. A. Wierzejski, Über die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis. Biol. Centralblatt. Bd. XVII. 1897.
108. E. B. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journ. Morph. Vol. VI. 1892.
109. E. B. Wilson, Consideration on cell-lineage and ancestral reminiscence. Ann. New York Ac. sc. XI. 1898.
110. J. Wilson, On the development of the common mussel (Mytilus edulis). 5. ann. rep. fish. board Scotland. Edinburgh 1887. (Nach den Neapler Jahresberichten.)
111. C. v. Wistinghausen, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X. 1891/1893.
112. M. F. Woodward, Note on the anatomy of the larva of the european oyster. Proc, malac. soc. Vol. I. 1895.
113. C. Zelinka, Studien über Rädertiere. III. Zur Entwicklungsgeschichte der Rädertiere nebst Bemerkungen über ihre Anatomie und Biologie. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.
114. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein durchgehende Abkürzungen:

af, After;
bl, Blastoporus;
c, Cuticula;
cg, Cerebralganglion;
da, Darm;
diat, Diatomee;
dr, dorsaler Retraktormuskel;
dz, Darmzellen;

cd, Enddarm;
ep, Körperepithel;
ev, Endvacuole der Urniere;
ex, Exkretionszelle der Urniere;
f, Fuß;
fd, Fußdrüse;
ff, Flimmerhaare der Fußspitze;
gz, Genitalzellen;
h, Herz;
hff, hintere Fußfalte;
hn, Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen;
hp, Anlage von Herz und Perikard;
hs, hinterer Schließmuskel;
k, Krystallstiel;
kb, Krystallstielblindsack;
kf, Kiemenfalte;
l, Ligament;
ls, Lebersäckchen;
lu, inneres Lumen der Urniere;
lz, Leberzellen;
ma, Magen;
mb, Membran der Urniere;
md, Mund;
mf, Mesenchym-Muskelanlage des Fußes;
ml, Mundlappen;
mr, medialer Retraktormuskel;
ms, Mesenchymzellen;
mu, Muskelfaser;
n, Niere;
ne, Endzelle des Nierenperikardialganges;
ng, Nierenausführgang;
oes, Ösophagus;
ol, Otolith;
ot, Otocyste;
ovz, oberer Velarzellenkranz;
p, Perikard;
pa, postanales Wimperbüschel;
pdz, Perikardialdrüsenzellen;
pg, Pedalganglion;
pi, Pigment;
plg, Pleuralganglion;
png, Perikardialnierengang;
po, postorales Wimperbüschel;
pr, Proktodäum;
pw, Perikardialwand;
rf, Retraktormuskel des Fußes;
rk, Richtungskörperchen;
s, Schale;
sd, Schalendrüse;
sg, Scheitelgrube;
sm, seitliche Mantelfalte;
sp, Scheitelplatte;
sto, Stomodäum;
tz, Terminalzelle der Urniere;
un, Urniere;
uvz, unterer Velarzellenkranz;
v, Velum;
vff, vordere Fußfalte;
vg, Visceralganglion;
vh, Vorhof;
vp, Ventralplatte;
vr, ventraler Retraktormuskel;
vs, vorderer Schließmuskel;
vst, Vereinigungsstelle der beiderseitigen Nieren;
wf, Wimperflamme der Urniere;
x, bläschenförmiges Gebilde, wahrscheinlich Gefäßanlage.

Tafel I.

Fig. 1. Ungefurchtes, frisch abgelegtes Ei. Vergr. 800.

Fig. 2. Erste Furchungsspindel, von der rechten Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 3. Zweizelliges Stadium, von der rechten Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 4. Zweizelliges Stadium, vom animalen Pole gesehen. Übergang zum vierzelligen Stadium. Vergr. 800.

Fig. 5. Vierzelliges Stadium, vom animalen Pole gesehen. Vergr. 800.

Figg. 6—8. Übergang zum fünfzelligen Stadium. Fig. 6 und 7 von der Seite gesehen, Fig. 8 vom animalen Pole. Vorbereitung der Spindeln zum achtzelligen Stadium. Vergr. 800.

Figg. 9—10. Übergang zum achtzelligen Stadium. Vergr. 800.

Fig. 11. Achtzelliges Stadium, von der rechten Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 12. Achtzelliges Stadium, vom ventralen Pole gesehen. Übergang zum neunzelligen Stadium. Vergr. 800.

Tafel II.

Fig. 13. Übergang zum 16zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 14. Übergang zum 16zelligen Stadium, von der linken Seite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 15. 16zelliges Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 16. 16zelliges Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 17. Übergang zum 17zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 18. Übergang zum 23zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 19. Übergang zum 23zelligen Stadium, von der rechten Seite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 20. Übergang zum 27zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 21. Übergang zum 28zelligen Stadium, von der linken Seite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 22. Übergang zum 29—31zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 23. Übergang zum 32zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 24. Übergang zum 27zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Tafel III.

Fig. 25. Übergang zum 28zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 26. Übergang zum 34zelligen Stadium, von der Hinterseite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 27. Übergang zum 42zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 28. Übergang zum 42zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Etwas älter als das vorhergehende Stadium. Vergr. 800.

Fig. 29. Übergang zum 45zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 30. Übergang zum 46zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 31. Übergang zum 46zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Etwas älter als das vorhergehende Stadium. Vergr. 800.

Fig. 32. Übergang zum 47zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 33. Übergang zum 48- und 49zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 34. Erste Bilateraltheilung von *M*. Übergang zum 54zelligen Stadium, vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Figg. 35—36. *M* und *X* erleiden in umgekehrter zeitlicher Reihenfolge als

in Fig. 33—34 die erste Bilateraltheilung. Vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Tafel IV.

Fig. 37. Übergang zum 54zelligen Stadium, vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 38. Bildung von x_5. Von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 39. Bildung von m und vierte Theilung von B und C. Vom vegetativen Pole aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 40. Zweite Bilateraltheilung von X. Von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 41. Zweite Bilateraltheilung von X vollzogen. Zweite Bilateraltheilung von M, welches in die Tiefe sinkt, von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 42. Dasselbe Stadium, von der linken Seite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 43. Dritte Bilateraltheilung von X. Erste Andeutung des sich einsenkenden Blastoporus. Von der Hinterseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 44. Älteres Stadium mit tief eingesenkter Schalendrüse und stark verengtem Blastoporus. Von der Hinterseite aus gesehen. Vergr. 800.

Fig. 45. Stadium der Wiederausstülpung der Schalendrüse, von oben gesehen. Erste Andeutung des Velums. Vergr. 750.

Fig. 46. Junge Larve mit eben ausgebildetem Velum, Scheitelplatte und Mund. Von der Vorder- und Ventralseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 47. Etwas älteres Stadium. Die Umwachsung der Schale ist schon ziemlich vorgeschritten. Von der Vorder- und Ventralseite gesehen. Vergr. 800.

Fig. 48. Schema der einzelnen Zellregionen, aus denen sich die Larve aufbaut. Von der linken Seite gesehen. Erklärung siehe im Texte, p. 19 ff.

Tafel V.

Fig. 49—54, 56. Trochophoralarve von 75 μ bis zu 187,5 μ Länge allmählich heranwachsend. Alle von der linken Seite gesehen. Das Nähere siehe im Texte. p. 54 ff. Vergr. 400.

Fig. 55. Stadium von Fig. 54, aber von der Ventralseite gesehen. Vergr. 400.

Fig. 56. Ältestes freischwimmendes Stadium mit beginnender Reduktion der Larvencharaktere. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 400.

Fig. 57. Sich eben festsetzende Larve, die im Begriffe steht das Velum abzuwerfen. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 250.

Fig. 58. Älteres festsitzendes Stadium. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 250.

Fig. 59. Junge, festgeheftete Muschel, deren sämmtliche Organe bereits angelegt sind. Von der linken Seite gesehen. Vergr. 90.

Tafel VI.

Fig. 60. Zweizelliges Stadium im Längsschnitte. Vergr. 900.

Fig. 61. Schnitt durch ein achtzelliges Stadium. Vergr. 900.

Fig. 62. Schnitt durch ein 16zelliges Stadium. Vergr. 900.

Fig. 63. Schnitt durch ein älteres Furchungsstadium. Vergr. 900.

Fig. 64. Sagittalschnitt durch eine ganz junge Gastrula. Vergr. 800.

Fig. 65. Sagittalschnitt durch eine etwas ältere Gastrula. Vergr. 800.

Fig. 66. Sagittalschnitt durch eine Gastrula mit dem Maximum der Einstülpung von Schalendrüse und Mitteldarmanlage. Vergr. 1000.

Fig. 67. Sagittalschnitt durch eine Gastrula, deren Schalendrüse sich wieder auszustülpen beginnt. Vergr. 800.

Fig. 68. Sagittalschnitt durch die sich eben ausbildende Trochophoralarve. Schalendrüse noch weiter zurückgestülpt, Blastoporus geschlossen. Vergr. 800.

Fig. 69. Sagittalschnitt durch ein etwas älteres Stadium mit sich anlegendem Stomodäum. Vergr. 800.

Fig. 70. Sagittalschnitt durch die junge Trochophoralarve. Vergr. 800.

Fig. 71. Frontalschnitt durch eine Gastrula, die streifenförmige Anordnung der Derivate von *M* (Mesodermstreifen) zeigend. Vergr. 1000.

Tafel VII.

Fig. 72. Schnitt durch eine Gastrula, die Auswanderung einzelner Ektodermzellen zeigend. Vergr. 800.

Fig. 73. Frontalschnitt durch das Stadium von Fig. 69 etwa. Vergr. 800.

Fig. 74. Frontalschnitt durch den vorderen Theil einer Trochophoralarve, das weit ausgestreckte Velum zeigend. Vergr. 530.

Fig. 75. Schnitt durch den Velarzellenrand. Vergr. 1150.

Fig. 76. Flächenschnitt der Wimperzellen des Velarrandes. Vergr. 800.

Fig. 77. Schnitt durch die Schalendrüse mit eben abgeschiedenem Chitinhäutchen. Vergr. 800.

Fig. 78. Querschnitt der jungen Trochophoralarve, durch Vorderdarm und Leberanlage gehend. Beginn der Ausbildung einer zweiklappigen Schale. Vergr. 800.

Fig. 79. Schnitt durch die dorsalwärts gelegene Epithelleiste, an welcher beide Schalenhälften befestigt sind. Vergr. 800.

Fig. 80. Sagittalschnitt durch die Ventralseite einer jungen Trochophoralarve. Vergr. 800.

Fig. 81. Dessgleichen durch die Ventralseite einer etwas älteren Larve. Vergr. 800.

Figg. 82—84. Dessgleichen durch immer älter werdende Stadien, die Ausbildung des Mesenchymmuskelgewebes des Fußes demonstrirend. Vergr. Fig. 82 = 800, Fig. 83 und 84 = 750.

Figg. 85—86. Sagittalschnitt durch den vorderen Theil der Ventralseite, die Auswanderung der Mesenchymmuskelzellen des Fußes zeigend. Vergr. 800.

Tafel VIII.

Fig. 87. Erste Anlage der Urniere. Vergr. 1150.

Fig. 88. Etwas älteres Stadium der Urnierenanlage. Vergr. 1150.

Figg. 89—91. Successive auf einander folgende Stadien in der Ausbildung der Urniere. Vergr. 1150.

Figg. 92 u. 93. Längsschnitte durch die ausgebildete Urniere. Vergr. 1150.

Fig. 94. Schnitt durch eine verzweigte Urniere. Vergr. 1150.

Fig. 95. Schnitt durch den Wimperapparat der Urniere, auf jüngerem Stadium. Vergr. ca. 1700.

Fig. 96. Schnitt durch den Wimperapparat der Urniere. Vergr. ca. 1700.

Fig. 97. Querschnitt des Urnierenrohres in der Gegend der Exkretzelle. Vergr. 1150.

Fig. 98. Schräger Frontalschnitt durch eine ausgebildete Trochophoralarve, die Lage der Urnieren zeigend. Vergr. 750.

Fig. 99. Schnitt durch den hinteren Schließmuskel. Vergr. 620.

Fig. 100. Schnitt in der Richtung des sich anlegenden Fußretraktors. Vergr. 620.

Fig. 101. Schnitt durch den vorderen Schließmuskel. Vergr. 620.

Fig. 102. Frontalschnitt durch den vorderen Theil einer jungen Trochophoralarve, die Anlage der Scheitelplatte zeigend. Vergr. 800.

Fig. 103. Frontalschnitt durch den vorderen Theil einer etwas älteren Larve. Velum und Scheitelplatte bereits wohl entwickelt. Vergr. 800.

Fig. 104. Längsschnitt durch die Scheitelplatte auf jüngerem Stadium. Vergr. 530.

Fig. 105. Längsschnitt durch die Scheitelplatte auf älterem Stadium. Vergrößerung 530.

Fig. 106. Querschnitt durch den vorderen Theil der Scheitelplatte. Vergr. 750.

Tafel. IX.

Fig. 107. Frontalschnitt durch den vorderen Theil der Larve, den Beginn der Differenzirung des Cerebralganglions zeigend. Vergr. 750.

Fig. 108. Dessgl., Cerebralganglienanlage weiter vorgeschritten. Vergr. 530.

Fig. 109. Dessgl., Cerebralganglion nahezu losgelöst. Vergr. 530.

Fig. 110. Dessgl., Cerebralganglion und Scheitelgrube völlig getrennt. Vergr. 530.

Fig. 111. Querschnitt der Ventralseite der Larve. Erste Anlage des Pedalganglions. Vergr. 800.

Fig. 112. Dessgl., Pedalganglienanlage weiter vorgeschritten. Vergr. 800.

Fig. 113. Dessgl., Pedalganglienanlage noch weiter nach innen verschoben. Vergr. 800.

Fig. 114. Die eine Hälfte eines Querschnittes der Ventralseite. Pedalganglion im Abschnüren begriffen. Vergr. 800.

Fig. 115. Schräger Querschnitt der Ventralseite. Pedalganglion fertig ausgebildet. Vergr. 750.

Fig. 116. Frontalschnitt der Ventralseite. Pedal- und Visceralganglienanlage sichtbar. Vergr. 800.

Fig. 117. Schnitt durch eine etwas ältere Anlage des Visceralganglions. Vergr. 800.

Fig. 118. Schnitt durch ein ausgebildetes Visceralganglion. Vergr. 750.

Tafel X.

Fig. 119. Theil eines Frontalschnittes, die Wucherungsstelle zur Bildung des Pleuralganglions zeigend. Vergr. 800.

Fig. 120. Dessgl. Älteres Stadium der Pleuralganglienanlage. Vergr. 750.

Fig. 121. Frontalschnitt einer älteren Larve, die Lagebeziehungen sämmtlicher Ganglien aufweisend. Aus einigen Schnitten kombinirt. Vergr. 400.

Fig. 122. Theil eines Querschnittes mit der Otocystenanlage. Vergr. 1150.

Fig. 123. Dessgl., mit bereits abgeschnürter Otocyste. Vergr. 1150.

Fig. 124. Schnitt durch das Pedalganglion, beiderseits die Otocysten aufweisend. Vergr. 1150.

Fig. 125. Stück eines Sagittalschnittes der Ventralseite, die histologische Beschaffenheit des Enddarmes und sein Verhältnis zur Herz-Nieren-Genitalanlage darstellend. Vergr. 800.

Figg. 126—129. Stellen die hinteren Hälften von Sagittalschnitten durch

junge Trochophoralarven dar. Die allmähliche Ausbildung des Enddarmes wie der Herz-Nieren-Genitalanlage zeigend. Vergr. 1150.

Fig. 130. Sagittalschnitt durch eine junge Trochophoralarve. Vergr. 750.

Fig. 131. Schnitt durch die Anlage von Magen und Leber. Vergr. 800.

Fig. 132. Sagittalschnitt durch Magen, Krystallstielblindsackanlage und Dünndarm. Vergr. 800.

Fig. 133. Längsschnitt durch den Krystallstielblindsack. Vergr. 750.

Fig. 134. Frontalschnitt einer älteren Larve, die Verhältnisse des Mitteldarmes darstellend. Vergr. 430.

Tafel XI.

Fig. 135. Querschnitt der jungen Trochophoralarve, den Enddarm in der Längsrichtung treffend und die gesammte Anlage von Herz, Niere und Genitalorganen zeigend. Vergr. 1150.

Fig. 136. Theil des Frontalschnittes einer jungen Larve. Erste Differenzirung von Herz und Niere. Vergr. 1150.

Fig. 137. Dessgl. Etwas älteres Stadium. Vergr. 1150.

Fig. 138. Dessgl. Differenzirung der Nierenbläschen vollzogen. Aus zwei Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Figg. 139—141. Dessgl. Ringförmige Anordnung der Anlage von Herz und Perikard um den Enddarm. Vergr. 1150.

Fig. 142. Dessgl. Beginn der Abspaltung des Perikards. Vergr. 1150.

Fig. 143. Dessgl. Differenzirung von Herz und Perikard auf etwas älterem Stadium. Vergr. 1150.

Figg. 144—146. Dessgl. Verschiedene Stadien der eben vollendeten Differenzirung von Herz und Perikard. Fig. 144 aus zwei auf einander folgenden Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Fig. 147. Theil eines Querschnittes durch eine bereits festsitzende Muschel. Herz und Perikard wohl ausgebildet. Vergr. 1150.

Fig. 148. Theil eines Frontalschnittes einer frei schwärmenden Larve mittleren Alters, die Verschmelzung der beiderseitigen Nierenbläschen zeigend. Aus zwei Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Tafel XII.

Fig. 149. Theil des Frontalschnittes einer jüngeren Larve. Entstehung zweier Schenkel des Nierenbläschens. Vergr. 1150.

Fig. 150. Dessgl. Bedeutende Größenzunahme dieser beiden Schenkel. Aus zwei Schnitten kombinirt. Vergr. 1150.

Fig. 151. Dessgl., von einer älteren Larve. Die Nierenbläschen schieben ihren einen Schenkel ventral unter den Darm, um sich hier zu vereinigen. Vergr. 1150.

Fig. 152. Schnitt durch den mittleren Theil der Niere. Vergr. 1150.

Fig. 153. Schnitt durch Niere und Perikardialnierengang im hinteren Drittel ihres Verlaufes.

Fig. 154. Querschnitt durch ein bereits festgeheftetes Stadium, die Vereinigungsstelle der beiderseitigen Nierenhälften zeigend. Vergr. 750.

Fig. 155. Querschnitt eines weit älteren Stadiums. Nierenausführgang völlig ausgebildet. Vergr. 200.

Figg. 156, 157. Längsschnitte durch die Mündung des Perikardialnierenganges in das Perikard. Vergr. 800.

Fig. 158. Querschnitt einer bereits festsitzenden Muschel, die erste Differenzirung der Genitalzellen in der Perikardwand zeigend. Vergr. 800.

Figg. 159, 160. Theile eines ebensolchen Querschnittes, die Genitalanlage etwas weiter vorgeschritten zeigend. Vergr. 800.

Fig. 161. Dessgl., die Genitalanlage beginnt sich vom Perikard loszulösen. Vergr. 800.

Fig. 162. Dessgl., Genitalanlage vom Perikard losgelöst. Vergr. 800.

Tafel XIII.

Fig. 163. Kleiner Theil eines Querschnittes einer älteren Muschel, die Genitaldrüse im Längsschnitte zeigend. Vergr. 530.

Fig. 164. Querschnitt eines noch älteren Stadiums, mit wohlentwickelter Keimdrüse. Vergr. 250.

Fig. 165. Theil eines Sagittalschnittes aus der Gegend der Genitalanlage vgl. hierzu Fig. 59 auf Taf. V). Vergr. 800.

Fig. 166. Dessgl., älteres Stadium mit bereits losgelöster Keimdrüse. Vergr. 800.

Fig. 167. Querschnitt eines sehr alten Stadiums, die Spaltung der Keimdrüse in zwei Hälften zeigend. Vergr. 200.

Fig. 168. Frontalschnitt durch den vorderen Körpertheil, die Reduktion des Velums und das beginnende seitliche Auseinanderweichen der Scheitelgrube zeigend. Vergr. 400.

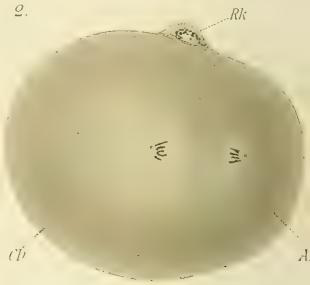
Fig. 169. Querschnitt durch den vordersten Körpertheil eines bereits festsitzenden Stadiums. Beginnende Umwandlung der Scheitelgrube. Vergr. 400.

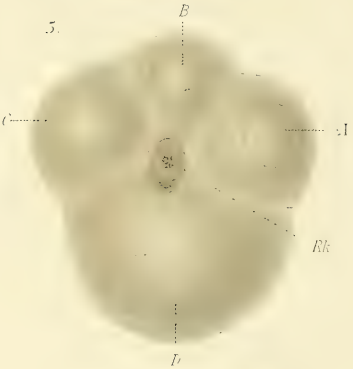
Fig. 170, 171. Querschnitte durch den vordersten Körpertheil noch älterer Stadien, die Umwandlung der Scheitelgrube in die Mundlappen darstellend. Vergr. 400.

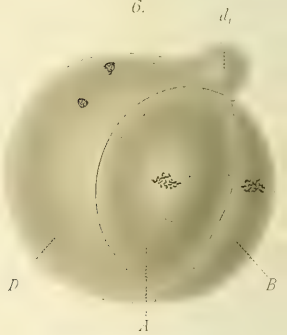
Fig. 172. Theil eines Sagittalschnittes durch das Vorderende einer sich eben festsetzenden Larve, die Lage der Scheitelgrube und das Abwerfen des Velums darstellend. Vergr. 400.

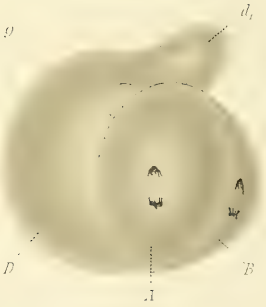
Fig. 173. Theil eines Sagittalschnittes durch das Vorderende einer bereits festsitzenden Muschel, mit bereits wohlentwickelten Mundlappen. Vergr. 400.

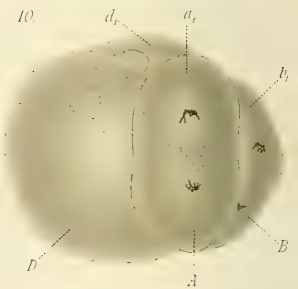
1.
RkI
RkII
Vk

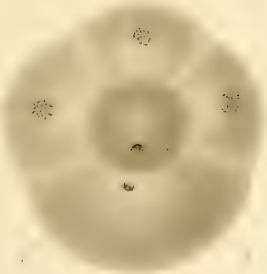

2.
Rk
Cb
A

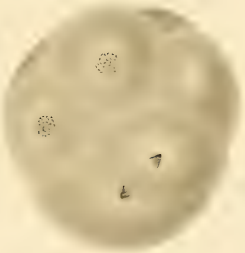

3.
B
C
A
Rk
D

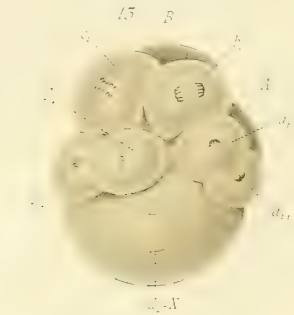

6.
d_1
D
B
A

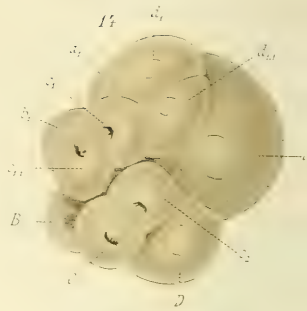

9.
d_1
D
B
A

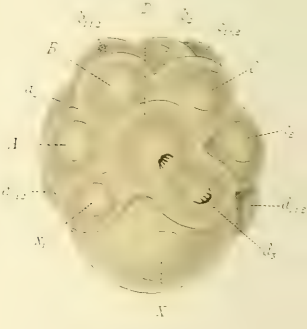

10.
d_1
a_1
b_1
D
B
A

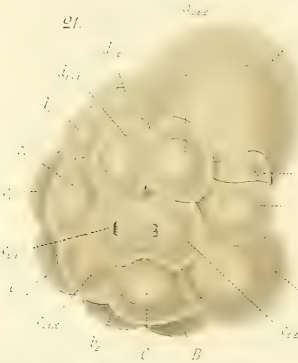


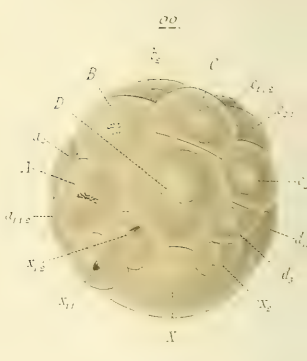






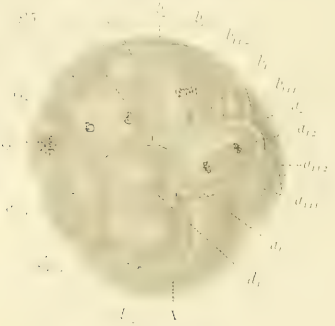


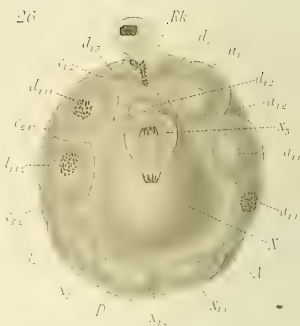


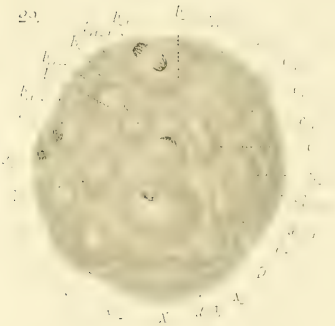


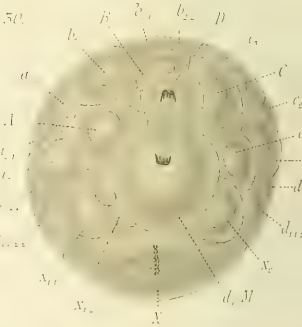
J. Meisenheimer gez.

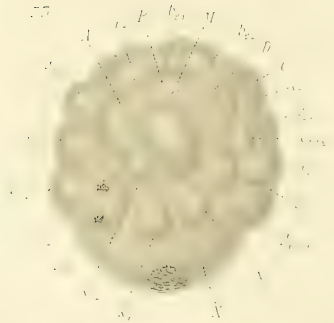
Verlag v

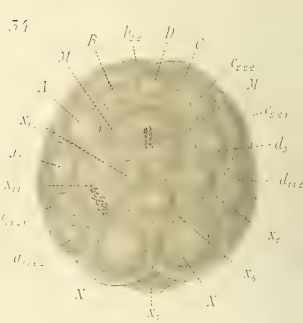




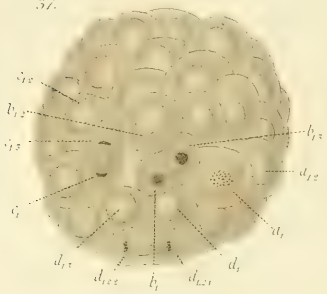




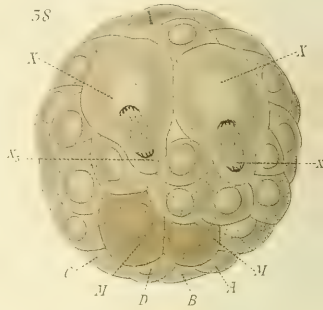




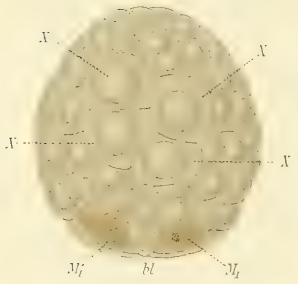
37.



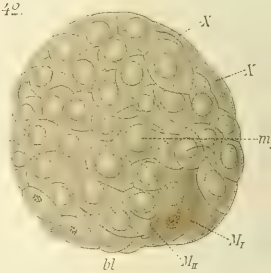
38



41.

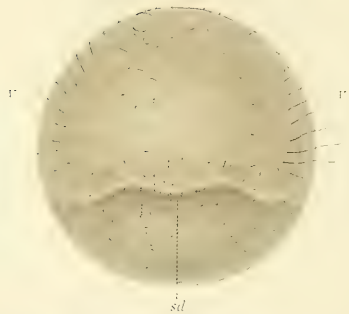


42.

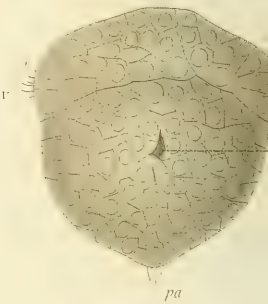


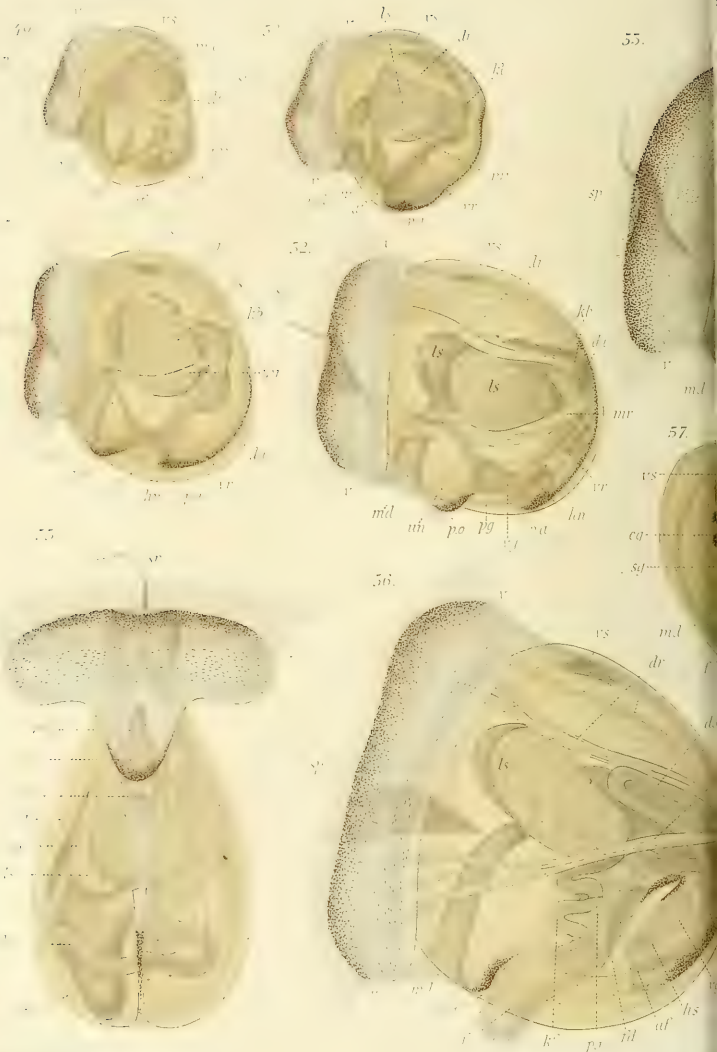
sp

45.

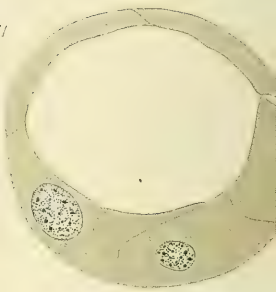


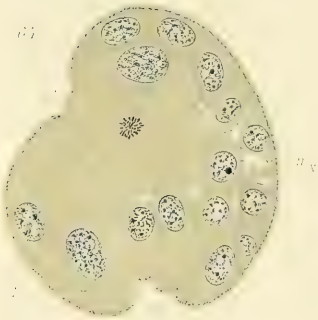
46.

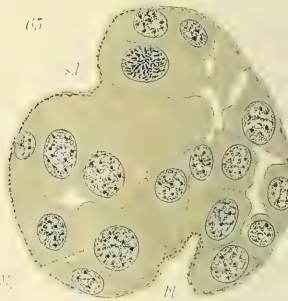


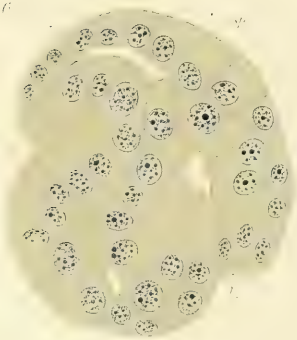


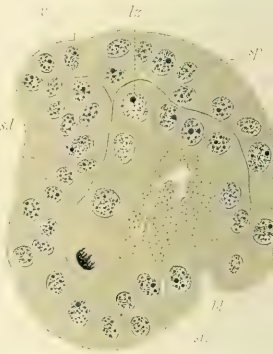
Verlag von

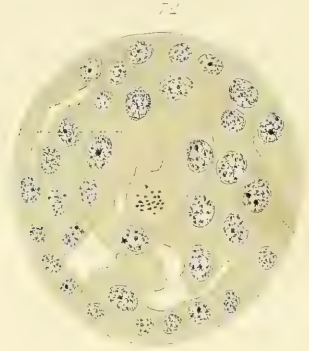


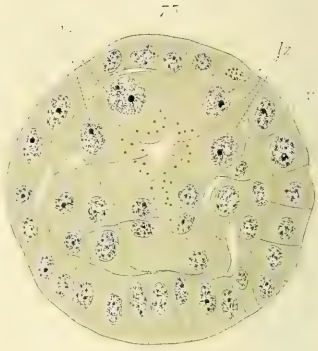


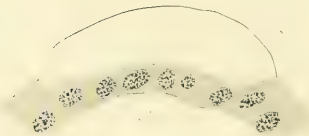


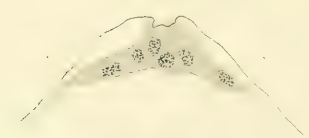


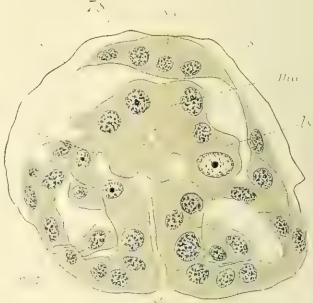


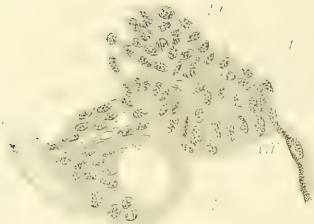


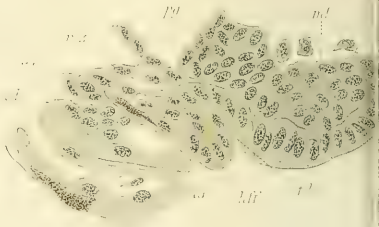


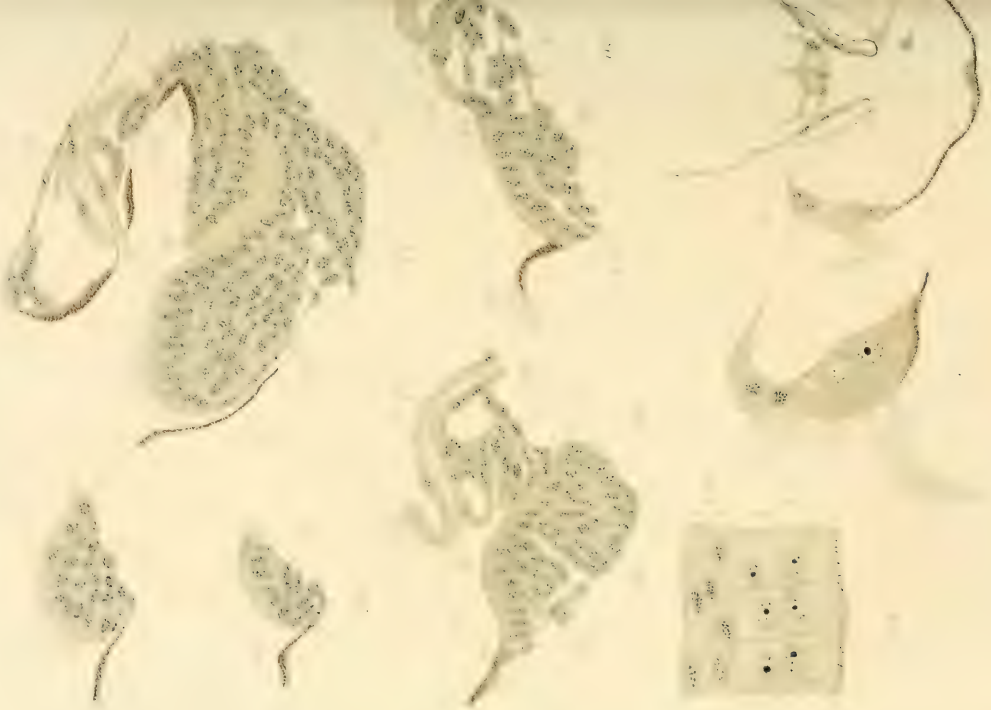


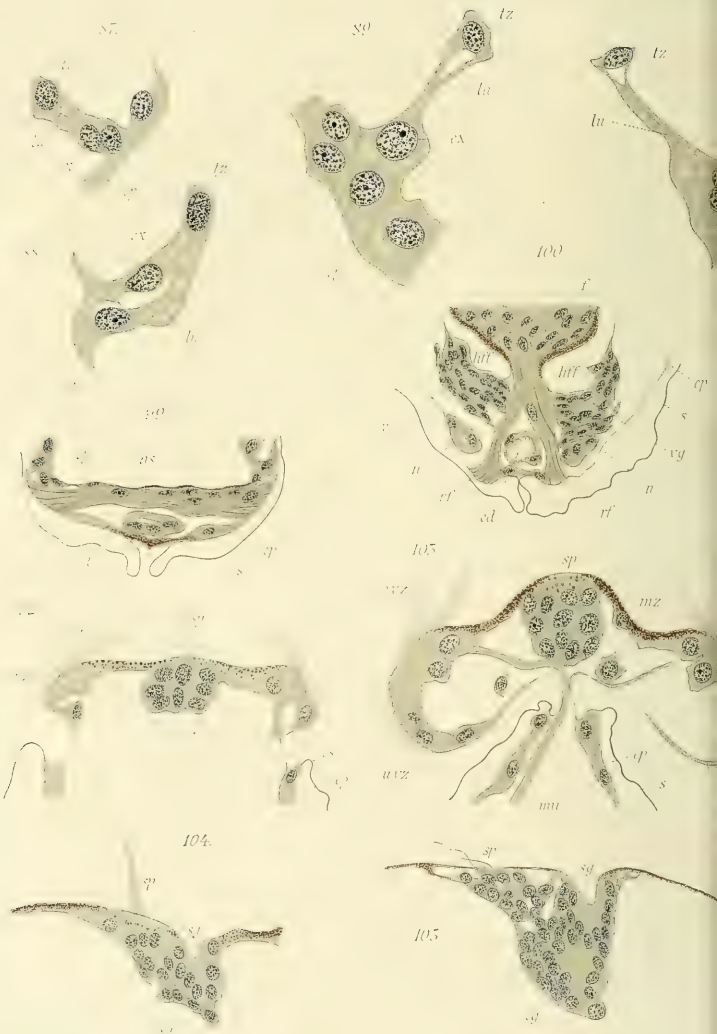


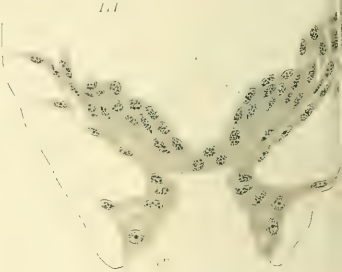


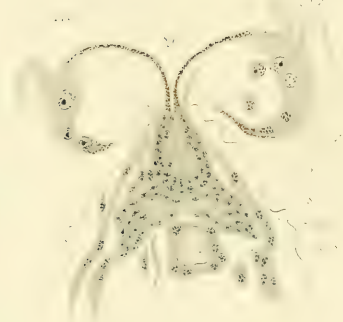


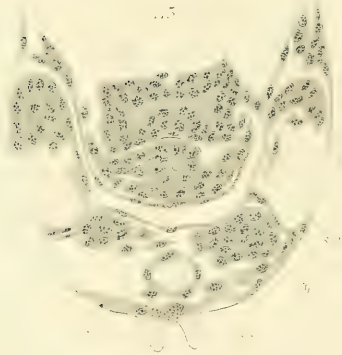


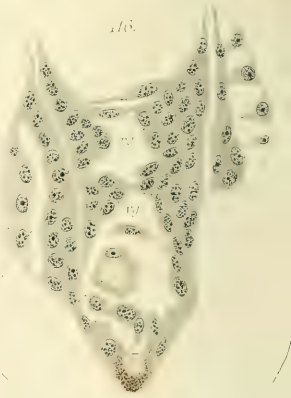


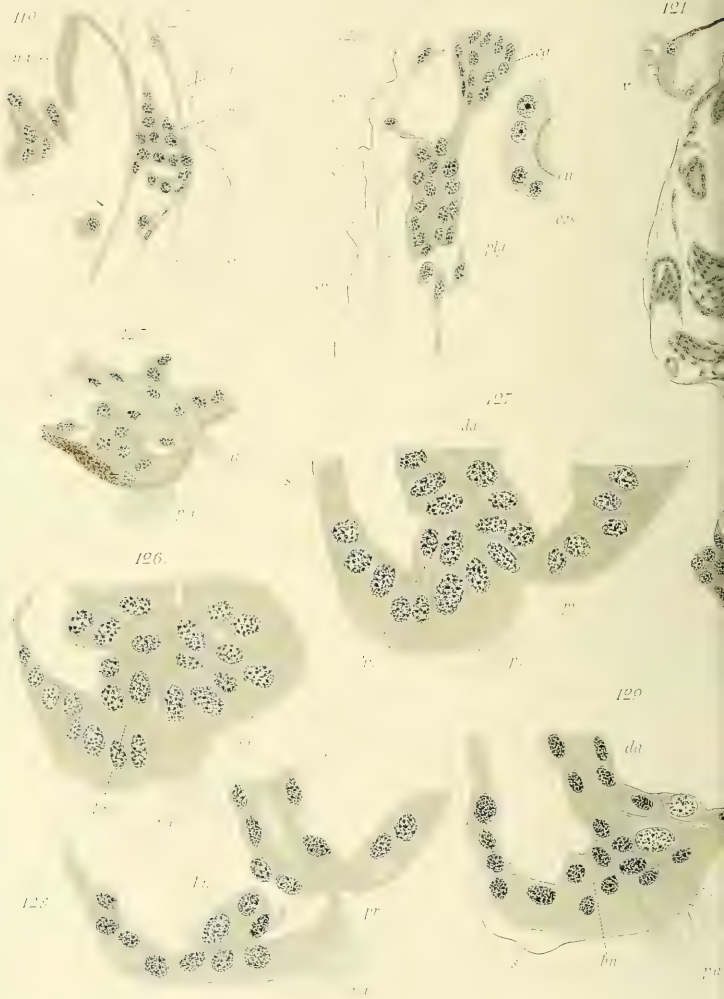

87.
89
tz
la
ex
tz
lu
tz
ex
b.
100
f
hff
hff
cp
s
vg
n
rf
ed
n
rf
99
as
sp
105
sp
mz
uvz
mu
s
104.
sp
sp
105
sp
sg

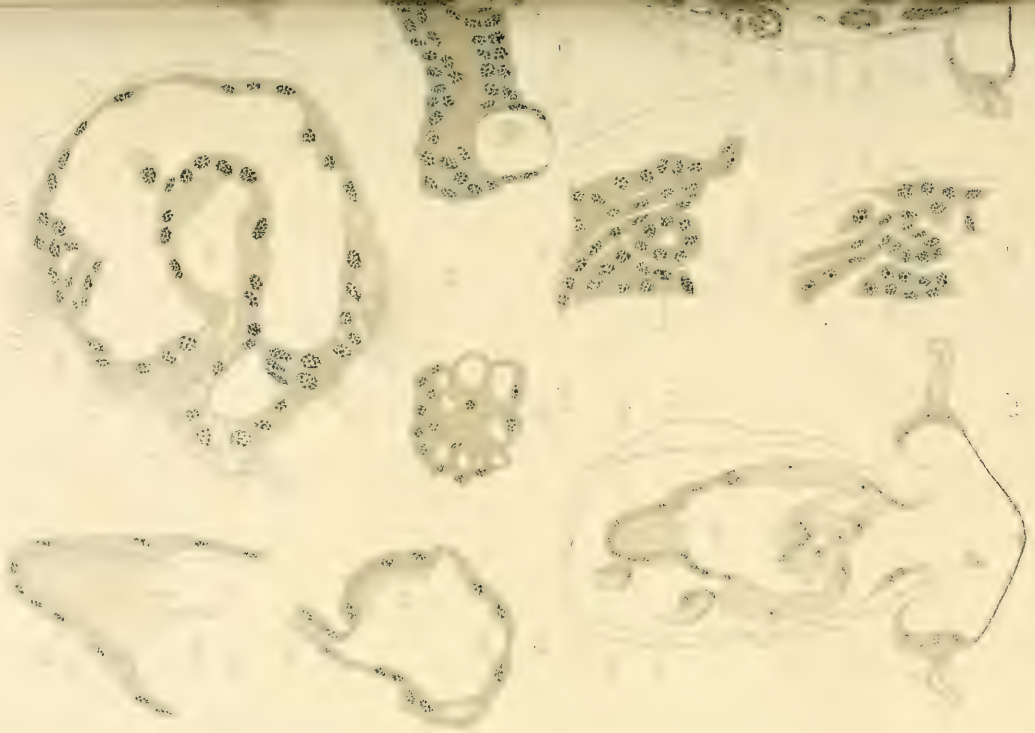


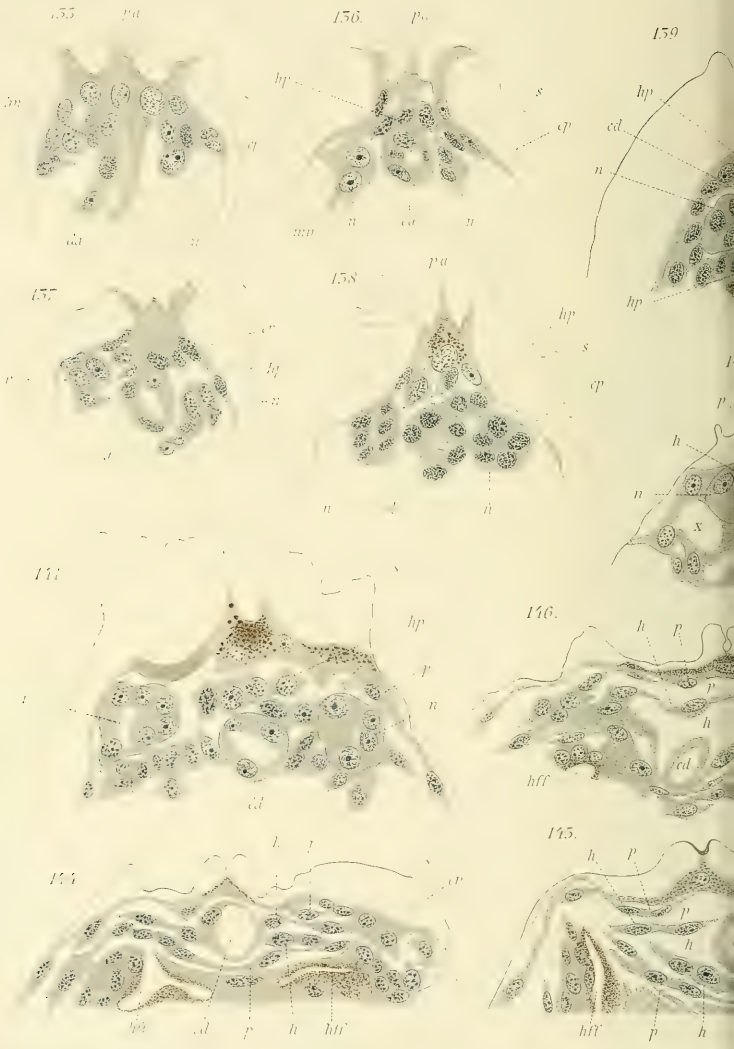


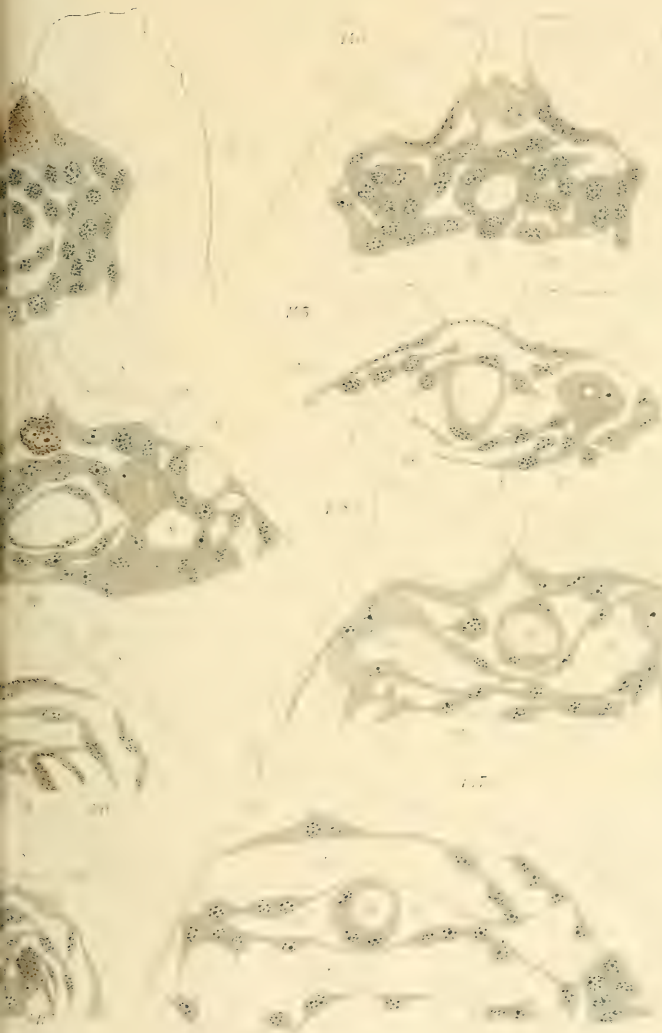


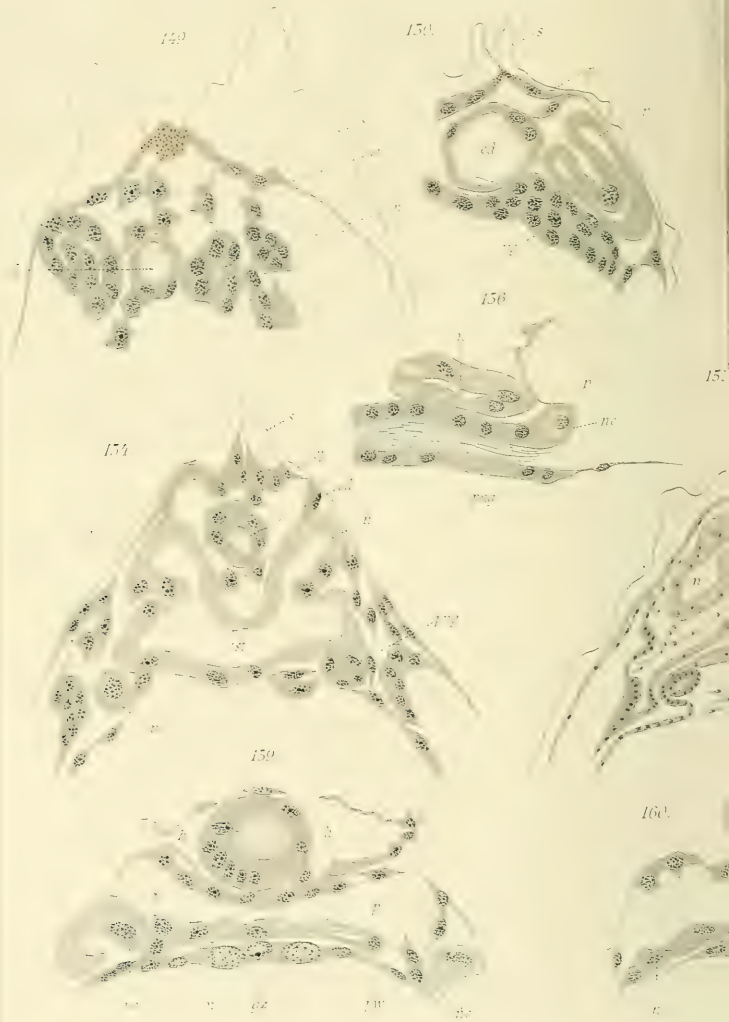



121
127
da
126.
129
da
pr
bn



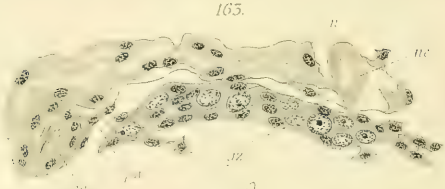

135
136.
139
137
138
141
146.
144
145.
hp
s
cp
cd
n
h
p
x
hff



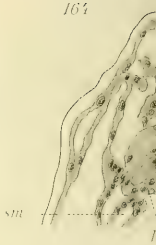


Verlag von

163.



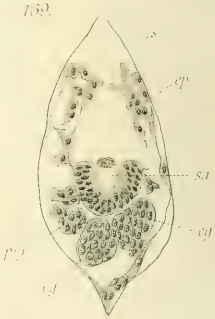
164



166

168

169.



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00579 8871